ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70

10

ОКТЯБРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1985

*Журнал основан в 1916 г.*

*Издается 12 раз в год*



Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Т. А. Бравая, Г. Н. Мартьянова* и *Л. А. Привалова*

Сдано в набор 10.07.85. Подписано к печати 8.10.85. М-28069. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14,0
Усл. кр.-отт. 14,53. Уч. изд. л. 17.12. Тираж 2172. Тип. зак. 626.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.4

**Е. И. Демьянова**

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГИНОДИЭЦИИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

E. I. DEMYANOVA. DISTRIBUTION OF GYNODIOECY IN FLOWERING PLANTS

На основании литературных данных и исследований автора составлен список гинодиэцичных растений, включающий 543 вида из 50 семейств покрытосеменных мировой флоры. Анализируются особенности распределения гинодиэции (женской двудомности) среди цветковых растений. Обнаружена приуроченность гинодиэции к таксонам, занимающим верхнее положение в филогенетической системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980).

Гинодиэция (женская двудомность) характеризуется наличием в популяциях у одного и того же вида обоеполых особей, несущих только гермафродитные цветки, и женских с однополыми андростерильными цветками. Особенности последних — редукция андроцея, полная стерильность пыльцы, уменьшение размеров околоцветника (особенно венчика) по сравнению с обоеполыми цветками.

Впервые на явление гинодиэции обратил внимание Ч. Дарвин (Darwin, 1877). Гинодиэцичные виды он обнаружил в семействах *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Dipsacaceae*, *Plantaginaceae*, *Asteraceae* и некоторых других. В дальнейшем список гинодиэцичных видов значительно пополнился (Knuth, 1898a, b, 1899, 1904, 1905; Jampolsky C., Jampolsky H., 1922; Хохлов, 1968; Пономарев, Демьянова, 1975; Кордюм, Глущенко, 1976, и др.). Тем не менее это явление изучено совершенно недостаточно. Мало что известно о приуроченности гинодиэции к разным таксонам цветковых и о распространении ее внутри отдельных семейств.

Объектом изучения был половой полиморфизм в природных популяциях гинодиэцичных, андродиэцичных и двудомных растений из разных семейств цветковых. Исследования проводили в различных местах Троицкого лесостепного заповедника, в частности и на коллекционном участке (Челябинская обл.), в Кунгурском заказнике (Пермская обл.), Центрально-Черноземном и Окском заповедниках, Хомутовской степи (Донецкая обл.), целинной степи «Аскания-Нова», стационаре «Лагонаки» (Северный Кавказ), что позволило придать им до известной степени географический аспект. Из перечисленных ранее половых форм наибольшее внимание уделяли гинодиэции: наблюдали свыше 120 гинодиэцичных видов из разных семейств цветковых. Часть материала уже опубликована (Пономарев, Демьянова, 1975; Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, 1981а, б, в; Демьянова, Титова, 1981; Демьянова, Надольская, 1982, и др.).

На основании литературных сведений и собственных наблюдений я попыталась составить список гинодиэцичных видов.

Он включает 543 вида из 178 родов, относящихся к 50 семействам цветковых растений, произрастающих в разных флористических районах Земли. Представленный список не претендует на исчерпывающий охват объектов, в которых зарегистрировано это явление, однако, как полагаю, к настоящему времени в рамках мировой флоры он наиболее полон.

**Гинодиэцичные виды цветковых растений**
(у видов, отмеченных звездочкой, гинодиэция указывается впервые)

*Alliaceae*: *Allium ochroleucum* Waldst. et Kit. (Kircner, 1900).

*Amaranthaceae*: *Chamissoa* sp. (Müller, 1870), *Charpentiera australis* Sohmer, *Ch. densiflora* Sohmer, *Ch. elliptica* (Hilleb.) Heller, *Ch. obovata* Gaud., *Ch. ovata* Sohmer, *Ch. tomentosa* Sohmer (Sohmer, 1973), *Ptilotus obovatus* (Gaud.) F. Muell. (Stewart, Barlow, 1976).

*Anacardiaceae*: *Rhus integrifolia* (Nutt. ex Torr. et Gray) Benth. et Hook. fil. ex Rothr., *R. ovata* Wats. (Young, 1972).

*Apiaceae*: *Carum carvi* L. (Knuth, 1898b), **Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, **Chaerophyllum prescottii* DC., *Daucus carota* L. (Knuth, 1898b), *Falcaria vulgaris* Bernh. (Пономарев, Демьянова, 1975), *Gingidia baxteri* Dawson, *G. decipiens* (Hook. fil.) Dawson, *G. enysii* (Kirk) Dawson, *G. flabellata* (Kirk) Dawson, *G. montana* (J. R. et G. Forst.) Dawson, *G. trifoliata* (Hook. fil.) Dawson (Lloyd, 1973), *Heracleum sibiricum* L. (Гроссет, 1974), *H. sphondylium* L. (Knuth, 1898b), *Lignocarpa carnosula* (Hook. fil.) Dawson (Lloyd, 1973), **Oenanthe aquatica* (L.) Poir., **Peucedanum alsaticum* L., *P. vaginatum* Ledeb. (Тюрина, 1978), *Pimpinella major* (L.) Huds., *P. saxifraga* L. (Knuth, 1898b), *Scandia rosaefolia* (Hook. fil.) Dawson (Lloyd, 1973), *Seseli ledebourii* G. Don fil., *S. libanotis* (L.) Koch (Пономарев, 1961), *S. peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. (Гроссет, 1974), **Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., **Torilis japonica* (Houtt.) DC.

*Asteraceae*: *Achillea millefolium* L. (Knuth, 1898b), *Carduus acanthoides* L., *C. crispus* L. (Loew, 1894), *Centaurea scabiosa* L. (Knuth, 1898b), *Cirsium acaule* Scop., *C. canum* (L.) All., *C. ciliatum* (Murr.) Moench, *C. dissectum* (L.) Hill, *C. eriophorum* (L.) Scop., *C. erisithales* (Jacq.) Scop., *C.×erucagineum* DC. (*C. oleraceum×C. rivulare*) (Delannay, 1979), *C. esculentum* (Siev.) C. A. Mey. (Пономарев, Демьянова, 1975), *C. ferox* (L.) DC., *C. helenioides* (L.) Hill, **C. heterophyllum* (L.) Hill, *C. montanum* (Waldst. et Kit. ex Willd.) Spreng., *C. oleraceum* (L.) Scop. (Delannay, 1978), *C. palustre* (L.) Scop. (Knuth, 1898b), *C. pannonicum* (L. fil.) Link, *C. rivulare* (Jacq.) All., *C. spinosissimum* (L.) Scop., *C. tuberosum* (L.) All., *C. vulgare* (Savi) Ten., *C. acaule×C. oleraceum* (Delannay, 1978), *Epaltes cunninghamii* (Hook.) Benth. (Engler, 1890), *Hieracium pilosella* L. (Невский, 1937), *H. virosum* Pall. (Пономарев, Демьянова, 1975), *Pterocaulon interruptum* DC. (Engler, 1890), *Serratula tinctoria* L. (Darwin, 1877), **S. wolffii* Andrae (=*S. coronata* L. p. p.), *Taraxacum officinale* Wigg. (Невский, 1937).

*Boraginaceae*: *Anchusa officinalis* L. (Knuth, 1899), *Echium amoenum* Fisch. et Mey. (Верещагина, 1978), *E. russicum* J. F. Gmel. (Верещагина, Ермишина, 1973), *E. simplex* DC., *E. virescens* DC. (Knuth, 1905), *E. vulgare* L. (Darwin, 1877), *Myosotis palustris* (L.) L. (Knuth, 1899), *Nesocaryum stylosum* (Phil.) Johnston (Skottsberg, 1963), **Nonea pulla* (L.) DC.

*Brassicaceae*: **Berteroa incana* (L.) DC., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (Knuth, 1898b), *Cardamine amara* L. (Darwin, 1877), *C. pratensis* L. (Markgraf, 1958), *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. (Horovitz, Galil, 1972).

*Campanulaceae*: *Adenophora lilifolia* (L.) A. DC. (Хохлов, 1968), *Campanula bononiensis* L. (Пономарев, Демьянова, 1975), *C. carpatica* Jacq. (Pellew, 1916), **C. persicifolia* L., *C. rapunculoides* L. (Антонова, 1976), **C. rotundifolia* L., *C. sibirica* L., *C. wolgensis* P. Smirn. (Пономарев, Демьянова, 1975), *Isotoma fluviatilis* (R. Br.) F. Muell. (McComb, 1968).

*Caprifoliaceae*: *Sambucus australis* Cham. et Schlecht. (Knuth, 1898b).

*Caricaceae*: *Carica papaya* L. (Storey, 1953).

*Caryophyllaceae*: **Agrostemma bicolor* Boiss., *A. githago* L. (Knuth, 1898b), **A. gracilis* Boiss., *Arenaria biflora* L., *A. pseudofrigida* (Ostenf. et Dahl) Juz. ex Schischk. (=*A. ciliata* auct., *A. ciliata* L. f. *frigida* Koch), *A. serpyllifolia* L., *Cerastium alpinum* L., *C. arvense* L., *C. brachypetalum* Pers. (Knuth, 1898b), *C. edmonstonii* (Wats.) Murb. ex Ostenf. (Knuth, 1905), *C. glomeratum* Thuill. (Knuth, 1898b), **C. holostoides* Fries (=*C. caespitosum* Gilib., *C. triviale* Link), *C. latifolium* L., *C. semidecandrum* L., *Coronaria coriacea* (Moench) Schischk. ex Gorschk. (=*C. tomentosa* A. Br.), *C. flos-cuculi* (L.) A. Br., *Cucubalus baccifer* L.

(Knuth, 1898b), *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. (Пономарев, Демьянова, 1975), **D. alpinus* L., **D. amurensis* Jacques, **D. anatolicus* Boiss., *D. andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz., *D. arboreus* L., *D. arenarius* L. (Демьянова, 1981a), *D. armeria* L., *D. atrorubens* All. (Knuth, 1898b), *D. baldshuanicus* Lincz., *D. barbatus* L., *D. bicolor* Adam, *D. borbasii* Vandas (Демьянова, 1981a), **D. brevicaulis* Fenzl, **D. capitatus* Balb. ex DC., *D. carthusianorum* L. (Knuth, 1898b), **D. chinensis* L., **D. cinnabarinus* Sprun. ex Boiss., *D. compactus* Kit., *D. cruentus* Griseb. (Демьянова, 1981a), *D. deltoides* L. (Knuth, 1898b), *D. fischeri* Spreng. (Демьянова, 1981a), **D. fragrans* Adam, **D. giganteus* D'Urv., *D. glacialis* Haenke (Knuth, 1898b), **D. gracilis* Sibth. et Smith, **D. graniticus* Jord., *D. gratianopolitanus* Vill. (=*D. caesius* Smith; Knuth, 1898b), *D. guttatus* Bieb. (Демьянова, 1981a), **D. kusnezovii* Marc., *D. leptopetalus* Willd., *D. lilacinus* Boiss., *D. pallens* Sibth. et Smith (=*D. lanceolatus* Stev. ex Reichenb.; Демьянова, 1981a), *D. plumarius* L. (Baksay, 1972), **D. praecox* Willd. ex Spreng., *D. pseudoarmeria* Bieb. (Демьянова, 1981a), *D. repens* Willd. (Кайгородова, 1979), **D. requienii* Gren. et Godr., *D. rigidus* Bieb. (Демьянова, Пономарев, 1979), *D. serotinus* Waldst. et Kit. (Демьянова, 1981a), *D. speciosus* Reichenb., **D. stenocalyx* Juz., **D. sternbergii* Schleich. ex Ser., *D. subacaulis* Vill. (Демьянова, 1981a), *D. superbus* L., *D. sylvestris* Wulf. (Knuth, 1898б), **D. tatrae* Borb., **D. tenuifolius* Schur, **D. tianschanicus* Schischk., *D. uralensis* Korsh. (Томилова, 1981), *D. versicolor* Fisch. ex Link (Пономарев, Демьянова, 1975), *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb. (=*Cerastium trigynum* Vill.; Knuth, 1898b), **Eremogone biebersteinii* (Schlecht.) Holub (=*Arenaria biebersteinii* Schlecht.), **E. koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn., *E. longifolia* (Bieb.) Fenzl (=*Arenaria longifolia* Bieb.; Пономарев, Демьянова, 1975), **E. micradenia* (P. Smirn.) Ikonn., **E. polaris* (Schischk.) Ikonn., *E. rigida* (Bieb.) Fenzl (Демьянова, Надольская, 1982), **E. saxatilis* (L.) Ikonn., *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov (=*Melandryum apetalum* Fenzl; Knuth, 1898b), *G. triflora* (R. Br.) Tolm. et Kozhanczikov (Knuth, 1905), *Gypsophila altissima* L. (Пономарев, Демьянова, 1975), *G. fastigiata* L. (Knuth, 1898b), *G. paniculata* L., *G. perfoliata* L. (=*G. trichotoma* Wend.; Турсунов, 1969), *G. repens* L., *Holosteum umbellatum* L. (Knuth, 1898b), *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. (=*Halianthus peploides* (L.) Fries; Knuth, 1905), *Kohlrauschia prolifera* (L.) Kunth (=*Tunica prolifera* (L.) Scop.; Knuth, 1898b), *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell. (Loew, 1894), *M. sedoides* (L.) Hiern (=*Cherleria sedoides* L.), *M. verna* (L.) Hiern (=*Alsine verna* (L.) Bartl.; Knuth, 1898b), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl (Tohda, 1965), *M. muscosa* L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench (=*Malachium aquaticum* (L.) Fries; Knuth, 1898b), **Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link (=*Tunica saxifraga* (L.) Scop.), *Sagina caespitosa* J. Vahl, *S. nodosa* (L.) Fenzl, *S. procumbens* L., *S. saginoides* (L.) Karst. (=*S. linnaei* C. Presl), *Saponaria ocymoides* L., *S. officinalis* L. (Knuth, 1898b), *Schiedea globosa* H. Mann (Carlquist, 1966), *S. ligustrina* Cham. et Schlecht., *S. menziezii* Hook. (Sherff, 1945), *Scleranthus annuus* L., *S. perennis* L. (Loew, 1894), *Silene armeria* L. (Knuth, 1898b), **S. brahuica* Boiss., *S. chlorantha* (Willd.) Ehrh. (Шамурин, 1958), **S. cserei* Baumg., *S. dichotoma* Ehrh. (Knuth, 1898b), **S. dubia* Herbich, *S. italica* (L.) Pers. (Blaringhem, 1928), *S. multiflora* (Waldst. et Kit.) Pers. (Шамурин, 1958), **S. multicaulis* Guss., *S. noctiflora* L., *S. nutans* L. (Knuth, 1898b), **S. pendula* L., **S. procumbens* Murr., **S. pygmaea* Adam, **S. repens* Patrin, *S. rupestris* L. (Knuth, 1898b), **S. sibirica* (L.) Pers., **S. supina* Bieb., **S. tatarica* (L.) Pers., **S. ucrainica* Klok., *S. uniflora* Roth (=*S. maritima* With.; Salisbary, 1911), **S. viridiflora* L., *S. viscosa* (L.) Pers. (Пономарев, Демьянова, 1975), *S. vulgaris* (Moench) Garcke, *Spergula arvensis* L., *S. morisonii* Boreau, *S. pentandra* L., *Spergularia marina* (L.) Griseb. (=*S. salina* J. et C. Presl), *S. maritima* (All.) Chiov. (=*S. media* Poir.), *S. rubra* (L.) J. et C. Presl (Knuth, 1898b), *Stellaria bungeana* Fenzl (Демьянова, 1981в), *S. calycantha* (Ledeb.) Bong. (=*S. borealis* Bigel.), *S. crassifolia* Ehrh., *S. graminea* L., *S. holostea* L., *S. humifusa* Rottb., *S. media* (L.) Vill., *S. nemorum* L., *S. palustris* Retz., *S. peduncularis* Bunge (=*S. longipes* auct.), *S. scapigera* Willd., *S. uliginosa* Murr., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert (=*V. parviflora* Moench, *V. pyramidata* Medik.), *Viscaria alpina* (L.) G. Don fil., *V. vulgaris* Bernh. (Knuth, 1898b).

*Celastraceae*: *Euonymus europaea* L. (Knuth, 1898b).

*Chenopodiaceae*: *Chenopodium quinoa* Willd. (Simmonds, 1971), *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. (Пономарев, Лыкова, 1960), *Salsola orientalis* S. G. Gmel. (=*S. rigida* Pall.; Лыкова, 1970).

*Convolvulaceae*: *Convolvulus arvensis* L., *C. soldanella* L. (Knuth, 1899).

*Cyperaceae*: *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. (=*Scirpus cespitosus* L.; Knuth, 1899), *Eriophorum polystachion* L. (=*E. angustifolium* Honck.; Darwin, 1877), *E. russeolum* Fries (Кайгородова, 1981), *E. vaginatum* L. (Knuth, 1899).

*Dipsacaceae*: *Cephalaria calcarea* Albov (=*C. brevipalea* (Somm. et Levier) Litv.; Камелина, 1977), *C. leucantha* (L.) Roem. et Schult. (Assouad, 1971), *Knautia arvensis* (L.) Coult., *K. dipsacifolia* Kreutzer (=*Scabiosa dipsacifolia* Host; Knuth, 1898b), *Scabiosa atropurpurea* L. (Darwin, 1877), *S. bipinnata* C. Koch (Камелина, 1977), *S. canescens* Waldst. et Kit. (=*S. suaveolens* Desf. ex DC.), *S. columbaria* L. (Knuth, 1898b), **S. isetensis* L., *S. lucida* Vill. (Кернер, 1902), *S. ochroleuca* L. (Пономарев, Демьянова, 1975), *S. rotata* Bieb. (Камелина, 1977), *Succisa pratensis* Moench (Darwin, 1877).

*Epacridaceae*: *Leucopogon fasciculatus* Forst. fil. (Godley, 1957), *L. melaleucoides* A. Cunn (McCusker, 1962), *Cyathodes acerosa* (Gaertn.) R. Br., *C. douglasii* A. Gray, *Styphelia tameiameiae* F. Muell. (Godley, 1957).

*Ericaceae*: *Epigaea repens* L., *Gaultheria antipoda* Forst. fil., *G. colensoi* Hook. fil. (Franklin, 1962), *G. rupestris* (L. fil.) D. Don (Knuth, 1905), *Pernettya macrostigma* Col., *P. nana* Col. (Godley, 1957).

*Escalloniaceae*: *Carpodetus serratus* J. R. et G. Forst. (Shore, 1969).

*Gentianaceae*: *Gentiana astonii* Petrie (Simpson, Webb, 1980), *G. bellidifolia* Hook. (Burrows, Hobbs, 1964), *G. divisa* (Kirk) Cheesem., **G. pneumonanthe* L., *G. spenceri* Kirk (Simpson, Webb, 1980), *Swertia perennis* L. (Knuth, 1899).

*Geraniaceae*: *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. (Knuth, 1898a), *Geranium albiflorum* Ledeb. (Кайгородова, 1976a), *G. cinereum* Cav. (Knuth, 1898b), *G. collinum* Steph. (Демьянова, Пономарев, 1979), *G. columbinum* L., *G. macrorrhizum* L., *G. palustre* L., *G. phaeum* L., *G. pratense* L. (Knuth, 1898b), **G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. pyrenaicum* Burm. fil., *G. robertianum* L., *G. sanguineum* L. (Knuth, 1898b), **G. sibiricum* L., *G. sylvaticum* L. (Knuth, 1898b), *Pelargonium crispum* L'Hér. ex Ait. (Tokumasu, 1976).

*Gesneriaceae*: *Cyrtandra gayana* Hellebr. (Skottsberg, 1944).

*Grossulariaceae*: *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (=*Ribes grossularia* L.; Knuth, 1898b).

*Hippuridaceae*: *Hippuris vulgaris* L. (Knuth, 1898b).

*Hydrophyllaceae*: *Nemophila menziezii* Hook. et Arn. (Ganders, 1978).

*Iridaceae*: *Iris douglasiana* Herb. (Uno, 1982).

*Juncaceae*: *Juncus roemerianus* Scheele (Eleuterius, 1974).

*Lactoridaceae*: *Lactoris fernandeziana* Phil. (Skottsberg, 1944).

*Lamiaceae*: *Acinos alpinus* (L.) Moench (=*Calamintha alpina* Lam.), *Ballota nigra* L. (Knuth, 1899), *Blephilia ciliata* Rafin. (Knuth, 1905), *Bystropogon punctatus* L'Hér., *Calamintha grandiflora* (L.) Moench, *C. nepeta* (L.) Savi, *Clinopodium vulgare* L. (Knuth, 1899), *Colebrookia oppositifolia* (Poir.) Smith (Engler, 1897), *Dracocephalum austriacum* L. (Knuth, 1899), *D. diversifolium* Rupr. (Демьянова, 1981в), *D. moldavica* L. (Darwin, 1877), *D. nutans* L. (Knuth, 1905), **D. peregrinum* L., *D. ruyschiana* L. (Knuth, 1899), *D. thymiflorum* L. (Демьянова, 1981в), *Galeopsis ladanum* L., *G. tetrahit* L., *Glechoma hederacea* L., *Horminum pyrenaicum* L., *Hyptis pectinata* Poir. (Knuth, 1899), *Hyssopus officinalis* L. (Darwin, 1877), *Lavandula angustifolia* Mill. (=*L. officinalis* Chaix), *Lycopus europaeus* L., *L. exaltatus* L. fil. (Knuth, 1899), *L. sinuatus* Ell. (Knuth, 1905), *Marrubium peregrinum* L., *M. praecox* Janka (Демьянова, 1981в), *M. vulgare* L., *Melissa officinalis* L., *Mentha aquatica* L. (=*M. hirsuta* L.), *M. arvensis* L. (Knuth, 1899), *M. canadensis* L. (=*M. haplocalyx* Briq.), *M. caucasica* (Briq.) Gand. (Макаров, 1964), *M. cunninghamii* Benth. (Godley, 1979), *M.×gentilis* L. (Knuth, 1899), *M. longifolia* (L.) L. (Макаров, 1964), *M.×piperita* L. (Ruttle, 1931), *M. pulegium* L., *M. spicata* L. (=*M. crispa* L.), *M. sylvestris* L. s. l., *M. suaveolens* Ehrh. (=*M. rotundifolia* auct.), *Micromeria juliana* Benth., *Nepeta cataria* L. (Knuth, 1899), *N. grandiflora* Bieb. (Knuth, 1905), *N. longiflora* Vent., *N. melissifolia* Lam., *N. mussinii* Spreng., *N. pannonica* L. (=*N. nuda* auct.; Knuth, 1899),

*N. parviflora* Bieb., *N. sibirica* L. (Демьянова, 1981в), *Origanum vulgare* L., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *P. laciniata* (L.) L. (=*P. alba* Pall.), *P. vulgaris* L. (Knuth, 1899), *Pycnanthemum muticum* Pers. (=*P. pilosum* Nutt.; Knuth, 1905), *Salvia aethiopis* L. (Демьянова, 1981в), *S. austriaca* Jacq. (Knuth, 1899), **S. deserta* Schang., *S. glutinosa* L. (Loew, 1894), *S. moldavica* Klok. (Демьянова, 1981в), *S. nemorosa* L. (Linnert, 1955), **S. nutans* L., *S. officinalis* L. (Knuth, 1899), *S. patens* Cav. (Демьянова, 1981в), *S. pratensis* L. (Knuth, 1899), *S. regeliana* Trautv. (Werth, 1956), *S. sclarea* L., *S.×sylvestris* L. (Knuth, 1899), *S. stepposa* Shost. (Победимова, 1954), *S. tesquicola* Klok. et Pobed. (Хохлов, Зайцева, 1975), *S. verticillata* L. (Knuth, 1899), **S. virgata* L., *Satureja hortensis* L., *S. montana* L. (Knuth, 1899), *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Scutellaria galericulata* L., *S. hastifolia* L. (Loew, 1894), *Stachys germanica L.* (Knuth, 1899), *S. recta* L. (Демьянова, 1981в), *S. sylvatica* L. (Антонова, 1976), *Teucrium canadense* L., *T. scorodonia* L. (Knuth, 1899), *Thymus buschianus* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T. collinus* Bieb. (Гогина, 1970), *T. cretaceus* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T.×dimorphus* Klok. et Shost. (Клоков, 1954), *T. drucei* Ronn. (Plack, 1957), *T. elisabethae* Klok. et Shost., *T. glabrescens* Klok. et Shost., *T. graniticus* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T. guberlinensis* Iljin (=*T. mugodzharicus* Klok. et Shost.; Гогина, 1971), *T. karamarianus* Klok. et Shost. (Курбанов, 1977), *T. kjapazii* Grossh., *T.×littoralis* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T. markhotensis* Maleev (Гогина, 1970), *T. marschallianus* Willd. (Злобина, 1967), *T. mashukensis* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T. nummularius* Bieb., *T. ovatus* Mill. (=*T. pulegioides* auct.; Гогина, 1970), *T. pseudograniticus* Klok. et Shost. (Верещагина, 1980), *T. pseudonummularius* Klok. et Shost., *T. pseudopulegioides* Klok. et Shost. (Гогина, 1970), **T. pulchellus* C. A. Mey., *T. serpyllum* L., *T. vulgaris* L. (Knuth, 1899).

*Liliaceae*: *Erythronium americanum* Ker-Gawl. (Knuth, 1904), *Ornithogalum umbellatum* L. (Knuth, 1899).

*Limnanthaceae*: *Limnanthes douglasii* R. Br. var. *rosea* (Hartw.) Mason (Baker, 1966).

*Limoniaceae*: *Limonium vulgare* Mill. (=*Statice limonium* L.; Knuth, 1899), *Armeria maritima* (Mill.) Willd. (Baker, 1966).

*Menyanthaceae*: *Nymphoides cristata* (Roxb.) O. Kuntze (Vasudevan, 1975).

*Oleaceae*: *Fraxinus excelsior* L. (Knuth, 1899).

*Onagraceae*: *Chamerion angustifolium* (L.) Holub (=*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.; Loew, 1894), *Epilobium hirsutum* L. (Knuth, 1898b), *Fuchsia colensoi* Hook., *F. excorticata* L. (Godley, 1955, 1979), *F. lycioides* Andrews (Raven, 1979), *F. microphylla* H. B. K., *F. paniculata* Lindl. (Arroyo, Raven, 1975), *F. percandens* Cockayne et Allan (Godley, 1955), *F. procumbens* R. Cunn (Godley, 1963), *F. ravenii* Breedlove, *F. thymifolia* H. B. K. (Arroyo, Raven, 1975).

*Plantaginaceae*: *Plantago coronopus* L., *P. lagopus* L., *P. lanceolata* L., *P. major* L., *P. maritima* L., *P. media* L. (Knuth, 1899).

*Poaceae*: *Bouteloua chondrosioides* Kunth, *Cortaderia araucana* Stapf, *C. archboldii* (Hitchc.) Connor et Edgar, *C. atacamensis* (Phil.) Pilg., *C. bifida* Pilg., *C. columbiana* (Pilg.) Pilg., *C. fulvida* (Buchan.) Zotov, *C. hapalotricha* (Pilg.) Conert, *C. jubata* (Lem.) Stapf, *C. modesta* (Doell.) Hack., *C. nitida* (Kunth) Pilg., *C. pilosa* (D'Urv.) Hack., *C. pungens* Swall., *C. richardii* (Endl.) Zotov, *C. roraimensis* (N. E. Brown) Pilg., *C. rudiuscula* Stapf emend Acevedo, *C. selloana* (Schult.) Aschers. et Graebn., *C. sericantha* (Steud.) Hitchc., *C. speciosa* (Nees) Stapf, *C. splendens* Connor, *C. toetoe* Zotov, *C. vaginata* Swall., *Lamprothyrsus* sp. (Connor, 1979), *Poa littoi* Hack. (Anton, 1978).

*Polemoniaceae*: *Polemonium caeruleum* L. (Ostenfeld, 1923).

*Polygonaceae*: *Fagopyrum esculentum* Moench (=*Polygonum fagopyrum* L.), *F. tataricum* (L.) Gaertn. (=*Polygonum tataricum* L.), *Polygonum amphibium* L., *P. bistorta* L., *P. viviparum* L. (Knuth, 1899), *Rumex hastatus* D. Don, *R. lunaria* L. (Smith, 1867; цит. по: Charlesworth B., Charlesworth D., 1978), *R. maritimus* L. (Knuth, 1898a).

*Ranunculaceae*: **Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey., *A. nemorosa* L. (Федоров, 1958), *Aquilegia vulgaris* L. (Kappert, 1943), *Ficaria verna* Huds. (=*F. ranunculoides* Moench; Andreas, 1954), *Hepatica nobilis* Mill. (=*H. triloba* Gilib.),

*Pulsatilla montana* (Hoppe) Reichenb., *P. pratensis* (L.) Mill., *P. vernalis* (L.) Mill., *P. vulgaris* Mill., *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L., *R. bulbosus* L., *R. hybridus* Biria (Knuth, 1898b), *R. limosella* F. Muell. ex Kirk (Melville, 1964), *R. repens* L. (Knuth, 1898b).

*Resedaceae*: *Reseda luteola* L. var. *crispata* Ten. (Knuth, 1904).

*Rosaceae*: *Alchemilla fissa* Günth. et Schummel, *Fragaria moschata* Duch. (=*F. elatior* Ehrh.), *F. vesca* L., *F. virginiana* Duch. var. *illinoensis* Gr., *F. viridis* Duch. (=*F. collina* Ehrh.), *Potentilla anserina* L., *P. aurea* L. (Knuth, 1898b), **P. humifusa* Willd. ex Schlecht., *P. reptans* L. *P. supina* L. (Knuth, 1898b).

*Rubiaceae*: *Asperula cynanchica* L. (Knuth, 1898b), *Bathysa stipulata* (Vell.) Presl (Engler, 1891), *Gouldia* sp. (Carlquist, 1966), *Sherardia arvensis* L. (Knuth, 1898b).

*Sapotaceae*: *Nesoluma polynesiacum* Baill., *N. saintjohnianum* H. J. Lam et Meeuse (Lam, 1938).

*Saxifragaceae*: *Broussaisia arguta* Gaud. (Carlquist, 1966), *Chrysosplenium oppositifolium* L., *Saxifraga cernua* L. (Knuth, 1905), *S. irrigua* Bieb. (=*S. aquatica* Bieb.; Кернер, 1902), *S. oppositifolia* L., *S. rivularis* L., *S. tricuspidata* Rottb. (Knuth, 1898b).

*Scrophulariaceae*: *Digitalis grandiflora* Mill. (=*D. ambigua* Murr.), *D. lutea* L., *D. purpurea* L. (Knuth, 1899), *Hebe parviflora* Andersen, *H. salicifolia* Cockayne var. *communis* Cockayne et Allan, *H. subalpina* Cockayne, *H. townsonii* Cockayne et Allan, *H. traversii* Allan, *H. salicifolia* Cockayne×*H. leiophylla* Allan (Frankel, 1940), **Pedicularis dasystachys* Schrenk, *P. kaufmannii* Pinzg. (Пономарев, Демьянова, 1975), *P. oederi* Vahl (Кайгородова, 1976б), *Verbascum densiflorum* Bertol. (=*V. thapsiforme* Schrad.; Knuth, 1899), *V. lychnitis* L. (Loew, 1894), *V. phlomoides* L., *V. phoeniceum* L. (Knuth, 1899).

*Thymelaeaceae*: *Daphne mezereum* L. (Knuth, 1899), *Pimelea arenaria* A. Cunn, *P. aridula* Cockayne, *P. longifolia* Banks et Soland. ex Wikstr., *P. oreophila* Burrows, *P. prostrata* Willd., *P. pseudolyallii* Allan, *P. sericeo-villosa* Hook., *P. traversii* Hook. fil., *P. virgata* Vahl (Burrows, 1960).

*Valerianaceae*: *Centranthus ruber* (L.) DC. (Sobrinho, 1946), *Valeriana montana* L., *V. officinalis* L. s. l. (Knuth, 1898b), *V. rossica* P. Smirn. (Пономарев, Демьянова, 1975), *V. saliunca* All., *V. supina* Ard., *V. tripteris* L. (Knuth, 1898b).

*Verbenaceae*: *Aegiphila* «*obdurata*» (Darwin, 1877).

*Vitaceae*: *Vitis vinifera* L. (Knuth, 1898b).

Анализ списка гинодиэцичных видов позволил сделать следующие выводы.

Гинодиэция, по-видимому, возникла независимо в разных таксонах в ходе эволюции цветковых растений. Она встречается в разных порядках и семействах, часто филогенетически не связанных друг с другом (см. таблицу). Однако в ее распределении обнаруживается вполне определенная закономерность: с повышением филогенетического уровня того или иного таксона увеличивается и число гинодиэцичных видов, отмеченных в его пределах. Так, в наиболее примитивном в филогенетическом отношении подклассе *Magnoliidae* женская двудомность обнаружена лишь у одного вида. В более продвинутом подклассе *Ranunculidae* она зафиксирована у 15 видов из 6 родов, однако принадлежащих к единственному семейству. В подклассе *Dilleniidae* гинодиэция свойственна 30 видам, относящимся к 7 семействам из 5 порядков, а в подклассе *Rosidae* — 76 видам из 11 семейств и 8 порядков. Наибольшее число гинодиэцичных видов зафиксировано в подклассах *Caryophyllidae* и *Asteridae*, занимающих верхнее положение в филогенетической системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980). Среди *Caryophyllidae* женская двудомность обнаружена у 171 вида из 5 семейств и 3 порядков, а у *Asteridae* — у 216 видов, относящихся к 19 семействам и 8 порядкам. В подклассе *Liliidae* она отмечена лишь у 33 видов из 6 семейств и 4 порядков, причем подавляющее большинство гинодиэцичных видов приурочено к сем. *Poaceae*, занимающему верхнее положение в системе среди однодольных.

По степени встречаемости (представленности) гинодиэции семейства могут быть распределены следующим образом: *Caryophyllaceae* (гинодиэция обнаружена у 150 видов из 28 родов), *Lamiaceae* (105 из 30), *Asteraceae* (31 из 9), *Apiaceae* (25 из 15), *Poaceae* (24 из 4), *Scrophulariaceae* (16 из 4), *Geraniaceae* (16 из 3), *Ranunculaceae* (15 из 6), *Dipsacaceae* (14 из 4), *Onagraceae* (11 из 3), *Rosaceae*

Распределение гинодиэции по системе цветковых растений *

| Исследованные таксоны | Число | |
|---|---|---|
| | родов | видов |
| Класс *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*) | | |
| Подкласс *Magnoliidae* | | |
| Пор. *Laurales* | | |
| 1. *Lactoridaceae* | 1 | 1 |
| Подкласс *Ranunculidae* | | |
| Пор. *Ranunculales* | | |
| 2. *Ranunculaceae* | 6 | 15 |
| Подкласс *Caryophyllidae* | | |
| Пор. *Caryophyllales* | | |
| 3. *Caryophyllaceae* | 28 | 150 |
| 4. *Amaranthaceae* | 3 | 8 |
| 5. *Chenopodiaceae* | 3 | 3 |
| Пор. *Polygonales* | | |
| 6. *Polygonaceae* | 3 | 8 |
| Пор. *Plumbaginales* | | |
| 7. *Plumbaginaceae* | 2 | 2 |
| Подкласс *Dilleniidae* | | |
| Пор. *Violales* | | |
| 8. *Caricaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Capparales* | | |
| 9. *Brassicaceae* | 4 | 5 |
| 10. *Resedaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Ericales* | | |
| 11. *Ericaceae* | 3 | 6 |
| 12. *Epacridaceae* | 3 | 5 |
| Пор. *Ebenales* | | |
| 13. *Sapotaceae* | 1 | 2 |
| Пор. *Thymelaeales* | | |
| 14. *Thymelaeaceae* | 2 | 10 |
| Подкласс *Rosidae* | | |
| Пор. *Saxifragales* | | |
| 15. *Escalloniaceae* | 1 | 1 |
| 16. *Saxifragaceae* | 3 | 7 |
| 17. *Grossulariaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Rosales* | | |
| 18. *Rosaceae* | 3 | 10 |
| Пор. *Myrtales* | | |
| 19. *Onagraceae* | 3 | 11 |
| Пор. *Rutales* | | |
| 20. *Anacardiaceae* | 1 | 2 |
| Пор. *Geraniales* | | |
| 21. *Geraniaceae* | 3 | 16 |
| 22. *Limnanthaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Araliales* | | |
| 23. *Apiaceae* | 15 | 25 |
| Пор. *Celastrales* | | |
| 24. *Celastraceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Rhamnales* | | |
| 25. *Vitaceae* | 1 | 1 |
| Подкласс *Asteridae* | | |
| Пор. *Gentianales* | | |
| 26. *Rubiaceae* | 4 | 4 |
| 27. *Gentianaceae* | 2 | 6 |
| 28. *Menyanthaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Oleales* | | |
| 29. *Oleaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Dipsacales* | | |
| 30. *Caprifoliaceae* | 1 | 1 |
| 31. *Valerianaceae* | 2 | 7 |
| 32. *Dipsacaceae* | 4 | 14 |
| Пор. *Polemoniales* | | |
| 33. *Convolvulaceae* | 1 | 2 |
| 34. *Polemoniaceae* | 1 | 1 |
| 35. *Hydrophyllaceae* | 1 | 1 |
| 36. *Boraginaceae* | 5 | 9 |

* Исследованные таксоны расположены по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980).

| Исследованные таксоны | Число | |
|---|---|---|
| | родов | видов |
| Пор. *Lamiales* | | |
| 37. *Verbenaceae* | 1 | 1 |
| 38. *Lamiaceae* | 30 | 105 |
| Пор. *Scrophulariales* | | |
| 39. *Scrophulariaceae* | 4 | 16 |
| 40. *Gesneriaceae* | 1 | 1 |
| 41. *Plantaginaceae* | 1 | 6 |
| 42. *Hippuridaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Campanulales* | | |
| 43. *Campanulaceae* | 3 | 9 |
| Пор. *Asterales* | | |
| 44. *Asteraceae* | 9 | 31 |
| Класс *Liliopsida* (*Monocotyledones*) | | |
| Подкласс *Liliidae* | | |
| Пор. *Liliales* | | |
| 45. *Liliaceae* | 2 | 2 |
| 46. *Alliaceae* | 1 | 1 |
| 47. *Iridaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Juncales* | | |
| 48. *Juncaceae* | 1 | 1 |
| Пор. *Cyperales* | | |
| 49. *Cyperaceae* | 2 | 4 |
| Пор. *Poales* | | |
| 50. *Poaceae* | 4 | 24 |

(10 из 3), *Thymelaeaceae* (10 из 2), *Boraginaceae* (9 из 5), *Campanulaceae* (9 из 3), *Amaranthaceae* и *Polygonaceae* (8 из 3), *Saxifragaceae* (7 из 3), *Valerianaceae* (7 из 2), *Ericaceae* (6 из 3), *Gentianaceae* (6 из 2), *Plantaginaceae* (6 из 1), *Brassicaceae* (5 из 4), *Epacridaceae* (5 из 3), *Rubiaceae* (4 из 4), *Cyperaceae* (4 из 2), *Chenopodiaceae* (3 из 3), *Liliaceae* и *Plumbaginaceae* (2 из 2), *Anacardiaceae*, *Convolvulaceae* и *Sapotaceae* (2 из 1). Во всех остальных 19 семействах (*Alliaceae*, *Caprifoliaceae*, *Caricaceae*, *Celastraceae*, *Escalloniaceae*, *Gesneriaceae*, *Grossulariaceae*, *Hippuridaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Iridaceae*, *Juncaceae*, *Lactoridaceae*, *Limnanthaceae*, *Menyanthaceae*, *Oleaceae*, *Polemoniaceae*, *Resedaceae*, *Verbenaceae*, *Vitaceae*) обнаружено по одному гинодиэцичному виду.

Таким образом, женская двудомность, как и в пределах подклассов, чаще встречается в семействах, наиболее продвинутых в филогенетическом отношении (исключение представляет *Ranunculaceae*). Подавляющее большинство из них занимает верхнее положение в системе (Тахтаджян, 1970; Takhtajan, 1980).

Наибольшее число гинодиэцичных видов содержит сем. *Caryophyllaceae*. До сих пор первое место всегда, традиционно приписывалось сем. *Lamiaceae*. Тем не менее анализ собственных материалов и литературных данных указывает на то, что именно в сем. *Caryophyllaceae* особенно часто встречается женская двудомность. К тому же следует добавить, что по объему (по числу родов и видов) семейство гвоздичных меньше по сравнению с губоцветными. Согласно сводке Тахтаджяна (1966), в семействе губоцветных насчитывается более 200 родов и около 3500 видов, а в семействе гвоздичных — 80 родов и около 2100 видов. Таким образом, к настоящему времени гинодиэция у гвоздичных известна у 35 % родов и 7.1 % видов, а у губоцветных — соответственно 15 и 3. Лидирующее положение гвоздичных, вероятно, сохранится и при дальнейшем выявлении новых гинодиэцичных видов в пределах этих семейств.

У *Asteraceae* распределение гинодиэции внутри семейства крайне неравномерно. Подавляющее большинство гинодиэцичных видов (20 из 31) обнаружено пока в роде *Cirsium*. В целом в пределах этого громадного семейства женская двудомность выявлена у 0.7 % родов и 0.15 % видов. Такое же положение характерно и для сем. *Poaceae*: женская двудомность отмечена здесь у 0.56 % ро-

дов и 0.04 % видов, причем почти все гинодиэцичные виды сосредоточены в роде *Cortaderia*.

У *Apiaceae* гинодиэция распределена более равномерно: она встречается у 25 видов из 15 родов, что соответственно равняется 0.8 и 5 %.

Невелико число гинодиэцичных видов в семействах *Ranunculaceae* и *Scrophulariaceae*. У лютиковых женская двудомность зарегистрирована у 13.3 % родов и 0.75 % видов, а у норичниковых — соответственно 2 и 0.53. Таким образом, в отличие от гвоздичных и губоцветных у сложноцветных, зонтичных, злаков, лютиковых и норичниковых гинодиэция выражена слабее. В настоящее время трудно высказать определенные суждения по этому поводу: отражают ли эти данные истинную картину в плане гинодиэции в указанных семействах или представляют собой следствие недостаточной изученности у них этого явления.

Гинодиэция широко распространена в небольшом сем. *Dipsacaceae* — наиболее специализированном в порядке *Dipsacales* — содержащем 10 родов и около 280 видов (Тахтаджян, 1966). Она отмечена у 4 родов и 14 видов, что составляет соответственно 40 % родов и 5 % видов.

В сем. *Valerianaceae* этого же порядка также отмечены гинодиэцичные виды, но их меньше, чем у *Dipsacaceae*, а именно: гинодиэция отмечена лишь у 7.6 % родов и у 1.4 % видов.

В пор. *Geraniales* гинодиэция обнаружена лишь в сем. *Geraniaceae*. Она встречается у 37.5 % родов и у 2 % видов.

Учитывая вышеизложенное, можно с уверенностью говорить о широком распространении гинодиэции в семействах *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Dipsacaceae*, *Geraniaceae*, *Valerianaceae*, *Plantaginaceae*.

Гинодиэция в большей степени свойственна двудольным, нежели однодольным. Так, из 50 семейств, где отмечена гинодиэция, только 6 (*Alliaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*) относятся к однодольным. Это, по-видимому, объясняется не только меньшим числом однодольных растений по сравнению с двудольными. Если принять во внимание редкую встречаемость гинодиэцичных видов в пределах указанных 6 семейств, то можно предположить, что женская двудомность как тип полового диморфизма у однодольных не имеет широкого распространения. Для них, как известно, более обычны другие формы половой дифференциации, прежде всего — однодомность (Jampolsky C., Jampolsky H., 1922).

Женская двудомность характерна в большей степени для энтомофилов по сравнению с анемофилами. У последних гинодиэция зарегистрирована лишь у 38 видов из семейств *Amaranthaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Hippuridaceae*, *Poaceae*, что составляет 7.1 % от числа всех отмеченных гинодиэцичных видов. Представители *Plantaginaceae*, *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae* относятся к анемо-энтомофилам, все остальные семейства (42) содержат только энтомофильные виды (исключение представляют лишь отдельные виды рода *Fuchsia*, опыляющиеся орнитофильным путем).

Как правило, в пределах одного и того же рода женская двудомность свойственна лишь видам с энтомофильным опылением и отсутствует при орнитофилии и других способах перекрестного биотического опыления. Хорошим примером могут служить виды родов *Salvia* и *Echium*, тропические формы которых опыляются птицами и не принадлежат к числу гинодиэцичных. В умеренных широтах многие виды указанных родов обладают женской двудомностью. Эти факты позволяют предположить, что становление гинодиэции как половой формы сопряжено с эволюцией антофильных насекомых. Анализ окраски цветков гинодиэцичных видов подтверждает такую возможность: она бывает чаще всего синевато-фиолетовой, пурпурной, желтой и белой, т. е. тех тонов, которые хорошо различают перепончатокрылые, двукрылые и чешуекрылые. Среди известных к настоящему времени гинодиэцичных видов нет ни одного с ярко-красной окраской цветков. Даже среди *Caryophyllaceae* и *Lamiaceae*, столь богатых гинодиэцичными видами, женская двудомность не отмечена у растений с ярко-красными венчиками. Выразительным примером могут служить *Lychnis chalcedonica* и *Salvia splendens*, где гинодиэция не обнаружена, хотя она свойственна другим видам этих родов.

Доказательством сопряженной связи антофильных насекомых и гинодиэцич-

ных видов служит приуроченность последних к умеренной зоне. Как свидетельствует анализ литературных данных, в тропиках и даже в субтропиках гинодиэцичные виды довольно редки. В умеренных широтах энтомофилия как способ перекрестного биотического опыления играет более существенную роль, нежели в тропической и субтропической зонах, где, помимо нее, столь широко распространены орнито- и хироптерофилия. При огромной видовой насыщенности тропического леса растения одного и того же вида обычно произрастают в удалении друг от друга. В таких условиях опылители содействуют не только ксеногамии, но и самоопылению в форме авто- и гейтоногамии (Corner, 1954; Fedorov, 1966; Arroyo, 1976). Последнему благоприятствует и продолжительное пребывание опылителей (в том числе и насекомых) на одной и той же особи, что в свою очередь связано с громадным числом цветков у тропических растений. При таких обстоятельствах опыление женских особей у гинодиэцичных растений, получающих пыльцу от обоеполых, было бы крайне затруднено.

Обращает на себя внимание связь гинодиэции со строением зрелых пыльцевых зерен у растений, которым она свойственна. Как известно, 2- и 3-клеточная пыльца различается рядом особенностей (Brewbaker, 1957, 1967; Pandey, 1960; Bar-Shalom, Mattson, 1977, и др.): 2-клеточная пыльца коррелирует с гаметофитным типом несовместимости, для нее характерно долгое сохранение жизнеспособности и успешное прорастание in vitro; 3-клеточной пыльце соответствуют спорофитный тип несовместимости, слабое прорастание in vitro и быстрая утрата жизнеспособности. От 2-клеточной пыльцы она отличается более высокой интенсивностью дыхания, значительным ускорением процессов метаболизма (Hoekstra, 1973). У некоторых семейств с 3-клеточной пыльцой, например у сложноцветных, обнаружены более высокоорганизованные митохондрии. Формирование пыльцевой трубки идет без синтеза белков, выявленного у 2-клеточной пыльцы (Hoekstra, Bruinsma, 1978). 3-клеточная пыльца считается производной от 2-клеточной (Schürhoff, 1926; Schnarf, 1937; Финн, 1939; Мейер, 1953, и др.).

Семейства, где женская двудомность широко распространена, обладают 3-клеточной зрелой пыльцой.[1] К ним относятся *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae*, *Dipsacaceae*, *Asteraceae*, *Apiaceae*, *Poaceae*. Кроме того, в семействах, где встречается 2- и 3-клеточная зрелая пыльца, гинодиэцичные виды, как правило, приурочены к таксонам с 3-клеточной пыльцой и отсутствуют или встречаются крайне редко у видов этого же семейства с 2-клеточной (например, *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Gentianaceae*). Особенно четко эта взаимосвязь прослеживается у *Lamiaceae* (Демьянова, 1981в). Из 105 гинодиэцичных видов, обнаруженных к настоящему времени у этого семейства, 92 свойственна 3-клеточная пыльца. В сем. *Boraginaceae* гинодиэция отмечена только у видов с 3-клеточной пыльцой и не обнаружена у растений, обладающих 2-клеточными пыльцевыми зернами. Из перечисленных нами ранее гинодиэцичных видов 3-клеточная пыльца свойственна 120 родам, что составляет 67.4 %, и 420 видам (77.3 %).

Гинодиэция присуща преимущественно многолетним формам и почти не встречается среди однолетников и двулетников. Даже при ее наличии процент женских особей в популяциях одно- и двулетников обычно мал (Пономарев, Демьянова, 1975; Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, Надольская, 1982). У родов, где женская двудомность отмечается довольно часто (например, в роде *Salvia*), у однолетних видов (*S. viridis*, *S. horminum*) при массовых посевах на коллекционном участке в течение нескольких лет я не обнаружила женской двудомности. У многолетних шалфеев гинодиэция — обычное явление (*S. pratensis*, *S. officinalis*, *S. stepposa*, *S. nemorosa* и др.). Исключение представляет лишь сем. *Caryophyllaceae*, где женская двудомность нередко отмечается и у однолетников (например, в родах *Dianthus*, *Silene* и др.). Однако, как показали мои наблюдения, и в этом случае в природных популяциях таких растений участие женских особей обычно бывает незначительным.

Гинодиэции свойственна приуроченность не только к отдельным семействам

---

[1] Сведения о строении пыльцевых зерен взяты из работ G. L. Davsi (1966), J. L. Brewbaker (1967), R. Wunderlich (1967), В. А. Поддубной-Арнольди (1982) и др.

цветковых, но и таксонам более низкого ранга. Так, например, частая встречаемость женской двудомности в пределах одного рода (например, у *Salvia*, *Thymus*, *Mentha*, *Dracocephalum*, *Echium*, *Scabiosa*, *Knautia*, *Dianthus*, *Silene*, *Stellaria*, *Cerastium*, *Geranium*, *Cirsium*, *Pimelea*, *Fuchsia*, *Campanula* и многих других) позволяет с большей достоверностью предполагать ее наличие и у других видов этих родов, пока еще не отмеченных в качестве гинодиэцичных.

Все вышеизложенное дает возможность сделать вывод о более широкой представленности гинодиэции среди цветковых в систематическом, фитоценотическом и географическом аспектах, чем это считалось ранее. Анализ гинодиэции и коррелирующих с ней особенностей семейств цветковых позволяет квалифицировать ее как прогрессивную адаптивную форму полового диморфизма. В связи с этим гинодиэция может иметь и филогенетическое значение, указывая степень эволюционной продвинутости таксона, которому она свойственна.

## ЛИТЕРАТУРА

*Антонова Л. А.* Антэкология растений широколиственного леса. — В кн.: Экология опыления, вып. 2. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976, с. 30—63. — *Верещагина В. А.* Изучение гинодиэции у *Echium amoenum* (*Boraginaceae*). I. Цветение и опыление.— Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 183—190.— *Верещагина В. А.* Гинодиэция, клейстогамия и гетеростилия у покрытосеменных (морфологические и эмбриологические аспекты). Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1980. 35 с. — *Верещагина В. А., Ермишина О. М.* Изучение мейоза в микроспороцитах у половых форм цветков *Echium russicum* J. F. Gmel. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1760—1764. — *Гогина Е. Е.* О некоторых особенностях цветения тимьянов. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1970, вып. 77, с. 64—71. — *Гогина Е. Е.* По поводу различий в семенной продуктивности обоеполых и женских особей у *Thymus*. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1971, вып. 82, с. 72—76. — *Гроссет Г. Э.* Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. и половой полиморфизм растений этого вида и *Heracleum sibiricum* L. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1974, т. 79, вып. 6, с. 57—77. — *Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*). — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 1, с. 65—74. — *Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции в роде *Stellaria* L. — В кн.: Экология опыления растений. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1981б, с. 28—41. — *Демьянова Е. И.* Об особенностях распространения гинодиэции в семействе губоцветных. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1981в, № 9, с. 69—73. — *Демьянова Е. И., Надольская Е. И.* К изучению полового полиморфизма растений целинной степи заповедника Аскания-Нова. — В кн.: Экология опыления растений. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1982, с. 70—79. — *Демьянова Е. И., Пономарев А. Н.* Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1017—1024. — *Демьянова Е. И., Титова А. В.* Морфология и размеры цветков разных половых типов у гинодиэцичных растений. — В кн.: Экология опыления растений. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1981, с. 3—20. — *Злобина Л. М.* Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.). — В кн.: Ботаника. Исследования (Белорусское отд. ВБО), вып. 6, Минск: Наука и техника, 1967, с. 111—117. — *Кайгородова М. С.* Антэкология растений тундр Полярного Урала. — В кн.: Экология опыления, вып. 2. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976а, с. 3—29. — *Кайгородова М. С.* Экология цветения и опыления трех видов мытников (*Pedicularis*) в верховьях рек Соби и Ельца. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 5, с. 726—730. — *Кайгородова М. С.* Антэкология растений ракомитриевой тундры Полярного Урала. — В кн.: Экология опыления. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1979, с. 80—108. — *Кайгородова М. С.* Антэкология растений пушицево-осоковой тундры Полярного Урала. — В кн.: Экология опыления растений. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1981, с. 41—60. — *Камелина О. П.* Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Dipsacaceae* и сем. *Morinaceae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 26 с. — *Кернер А.* Жизнь растений, т. 2. Петербург: Просвещение, 1902. 838 с. — *Клоков М. В.* Род тимьян — *Thymus L.* — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 470—591. — *Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И.* Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 197 с. — *Курбанов Э. Л.* Естественные гибридные формы чабреца и их цитоморфологические исследования. — В кн.: III съезд Всес. общ. генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Л., 1977, с. 284. — *Лыкова Е. И.* К антэкологии маревых каменистой пустыни Южного Казахстана. — Учен. зап. Перм. гос. ун-та, 1970, т. 206, с. 33—45. — *Макаров В. В.* Некоторые особенности в биологии цветения мяты. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1964, вып. 53, с. 61—66. — *Мейер К. И.* Эволюция мужского гаметофита покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1953, т. 58, вып. 5, с. 55—61. — *Невский С. А.* *Hieracium pilosella* как объект для изучения клональных видов. — Сов. бот., 1937, № 2, с. 18—24. — *Победимова Е. Г.* Шалфей — *Salvia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 244—374. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 350 с. — *Пономарев А. Н.* О протерандрии зонтичных. — Учен. зап. Перм. гос. ун-та, 1961, т. 18, вып. 3, с. 27—31. — *Пономарев А. Н., Демьянова Е. И.* К изучению гинодиэции у растений. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 3—15. — *Пономарев А. Н., Лыкова Е. И.* Клейстогамия

у маревых. — ДАН СССР, 1960, т. 135, № 5, с. 1262—1265. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 144 с. — *Томилова Л. И.* Некоторые данные о гинодиэции уральских эндемичных гвоздик в условиях культуры. — В кн.: Экология опыления растений. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1981, с. 20—28. — *Турсунов Ж.* Биология цветения и цитоэмбриология видов «мыльного корня»: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Ташкент. 1969. 18 с. — *Тюрина Е. В.* Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 240 с. — *Федоров А. А.* Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. — В кн.: Проблема вида в ботанике, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 213—292. — *Финн В. В.* Мужской гаметофит у губоцветных. — Сов. бот., 1939, т. 7, № 2, с. 7—19. — *Хохлов С. С.* Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе. — В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968, с. 3—30. — *Хохлов С. С., Зайцева М. И.* Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных. — В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1975, с. 3—16. — *Шамурин В. Ф.* Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 4, с. 548—557. — *Andreas C. H.* Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. I. Introduction. Reductional trends as a possible interpretation of flower types. — Acta Bot. Neerl., 1954, vol. 3, N 4, p. 446—453. — *Anton A. M.* Notas criticas sobre gramineas de Argentina. III. Contribution al conocimiento de la sexualidad en *Poa*. — Bol. Acad. Nac. Cienc. (Cordoba), 1978, vol. 52, № 3—4, p. 267—275. — *Arroyo M. T. K.* Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms: a stimulus for the evolution of self-incompatibility. — Taxon, 1976, vol. 25, N 5—6, p. 543—548. — *Arroyo M. T. K., Raven P. H.* The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (*Onagraceae*). — Evolution, 1975, vol. 29, № 3, p. 500—511. — *Assouad M. W.* Observations et expériences préliminaires sur la variabilité de la forme sexuelle chez *Cephalaria leucantha* Schr. — Naturalia monspeliensia, sér. Bot., 1971, vol. 22. Montpellier, p. 5—11. — *Baker H. G.* The evolution of floral heteromorphism and gynodioecism in *Silene maritima*. — Heredity, 1966, vol. 21, № 4, p. 689—692. — *Baksay L.* Biosystematik der *Dianthus plumarius* L. (sensu lato) in Ungarn. — Evol. plants. Budapest, 1972, S. 149—161. — *Bar-Shalom D., Mattson O.* Mode of hydration an important factor in the germination of trinucleate pollen grains. — Bot. Tidsskr., 1977, vol. 71, № 3—4, p. 245—251. — *Blaringhem L.* Sur l'héredité du sexe chez une lignée pyrénéenne de *Silene italica* Pers. — Bul. Soc. Bot. France, 1928, vol. 74, p. 943—946. — *Brewbaker J. L.* Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. — Heredity, 1957, vol. 48, № 6, p. 271—277. — *Brewbaker J. L.* The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, № 9, p. 1069—1083. — *Burrows C. J.* Studies in *Pimelea*. I. The breeding system. — Trans. Roy. Soc. New Zealand, 1960, vol. 88, № 1, p. 29—45. — *Burrows C. J., Hobbs J. F.* Gynodioecy in New Zealand *Gentiana*. — Nature, 1964, vol. 203, № 4941, p. 203—204. — *Carlquist S.* The biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems in the floras of oceanic islands. — Evolution, 1966, vol. 20, № 4, p. 433—455. — *Charlesworth B., Charlesworth D.* A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. — Amer. Nat., 1978, vol. 112, № 988, p. 975—997. — *Connor H. E.* Breeding systems in New Zealand grasses. II. Gynodioecy in *Arundo richardii* Endl. — New Zealand J. Agric. Res., 1960, vol. 3, p. 725—727. — *Connor H. E.* Breeding systems in the grasses: a survey. — New Zealand J. Bot., 1979, vol. 17, № 4, p. 547—574. — *Corner E. J.* The evolution of tropical forest. — In: Evolution as a process / Ed. J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford. London: Allen und Unwin, 1954, p. 34—46. — *Darwin C.* The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray, 1877. 352 p. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the angiosperms. N. Y., 1966. 505 p. — *Delannay X.* La gynodioécie dans le genre *Cirsium* Miller. — Bul. Soc. Roy. Bot. Belg., 1978, vol. III, № 1, p. 10—18. — *Delannay X.* Evolution of male sterility mechanisms in gynodioecious and dioecious species of *Cirsium* (*Cynareae, Compositae*). — Plant Syst. and Evol., 1979, vol. 132, № 4, p. 327—332. — *Eleuterius L. N.* Observations on the flowers of *Juncus roemerianus*. — Castanea, 1974, vol. 39, № 1, p. 101—108. — *Engler A. Compositae*. — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1890, т. 4, № 54, S. 225—272. — *Engler A. Rubiaceae*. — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag aon Wilhelm Engelmann, 1891, T. 4, № 61—62, S. 1—96. — *Engler A. Labiatae*. — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897, T. 4, № 146—147, S. 321—375. — *Fedorov A. A.* The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. — J. Ecol., 1966, vol. 54, № 1, p. 1—11. — *Frankel O. M.* Studies on Hebe. II. Significance of male sterility in the genetic system. — J. Genet., 1940, vol. 40, № 1—2, p. 171—184. — *Franklin D. A.* The *Ericaceae* in New Zealand (*Gaultheria* and *Pernettya*). — Trans. Roy. Soc. New Zealand, 1962, vol. 1, N 13, p. 155—173. — *Ganders F.* The genetics and evolution of gynodioecy in *Nemophila menziezii* (*Hydrophyllaceae*). — Can. J. Bot., 1978, vol. 56, p. 1400—1408. — *Godley E. J.* Breeding systems in New Zealand plants. I. *Fuchsia*. — Ann. Bot., n. s., 1955, vol. 19, № 76, p. 549—559. — *Godley E. J.* Unisexual flowers in the *Ericales*. — Nature, 1957, vol. 180, № 4580, p. 284—285. — *Godley E. J.* Breeding systems in New Zealand plants. II. Genetics of the sex forms in *Fuchsia procumbens*. — New Zealand J. Bot., 1963, vol. 1, № 1, p. 48—52. — *Godley E. J.* Flower biology in New Zealand. — New Zealand J. Bot., 1979, vol. 17, № 4, p. 441—466. — *Hoekstra F. A.* Respiration and vitality of bi- and trinucleate pollen. — Incompatibility Newsletter, 1973, vol. 3, p. 52—54. — *Hoekstra F. A., Bruinsma J.* Reduced independence of the male gametophyte in angiosperm evolution. — Ann. Bot., 1978, vol. 42, N 179, p. 759—762. — *Horovitz A., Galil J.* Gynodioecism in east mediterranean *Hirschfeldia incana. Cruciferae*. — Bot. Gaz., 1972, vol. 133, N 2,

p. 127—131. — *Jampolsky C.*, *Jampolsky H.* Distribution of sex in the phanerogamic flora. — Bibl. Genetica, 1922, vol. 3, p. 1—62. — *Kappert H.* Untersuchungen über die Plasmonwirkungen bei *Aquilegia* (Gynodiözie—Heterosis—Gestalt des Sporns). — Flora (Jena), 1943, Bd 37, S. 47—55. — *Kirchner O.* Mittelungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Stuttgart: Druck von Carl Grüninger, 1900, S. 347—384. — *Knuth P.* Handbuch der Blütenbiologie. Bd I — 1898a. 400 S.; Bd II, T. I — 1898b. 696 S.; Bd II, T. II — 1899. 705 S.; Bd III, T. I — 1904. 570 S.; Bd III, T. I — 1905. 598 S. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. — *Lam H. J.* Monograf of the genus *Nesoluma* (*Sapotaceae*). — Occas. Papers B. P. Bishop. Mus., 1938, vol. 14, N 1, p. 127—165. — *Linnert G.* Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia.* — Züchter, 1955, Bd 25, Hf 7/9, S. 237—241. — *Lloyd D. G.* Sex ratios in sexually dimorphic *Umbelliferae.* — Heredity, 1973, vol. 31, N 2, p. 239—249. — *Loew E.* Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1894. 424 S. — *Markgraf F.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa von G. Hegi, vol. 4. Munich, 1958. 243 S. — *McComb J. A.* The occurence of unisexuality and polyploidy in *Isotoma fluviatilis.* — Austral. J. Bot., 1968, vol. 16, N 3, p. 525—537. — *McCusker A.* Gynodioecism in *Leucopogon melaleucoides A.* Cunn. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 1962, vol. 87, N 3, p. 286—289. — *Melville R.* Note appended to: gynodioecy in New Zealand *Gentiana.* — Nature, 1964, vol. 203, N 4941, p. 204. — *Müller F.* Umwandlung von Staubgefässen in Stempel bei *Begonia.* Uebergang von Zwitterblüthigkeit in Getrenntblüthigkeit bei *Chamissoa.* Triandrisch Varietät eines monandrischen Epidendrum. — Bot. Zeits., 1870, Bd 28, S. 149—153. — *Ostenfeld C. H.* Genetic studies in *Polemonium caeruleum.* — Hereditas, 1923, vol. 4, p. 301—308. — *Pandey K. K.* Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in angiosperms. — Evolution, 1960, vol. 14, N 3, p. 98—115. — *Pellew C.* Types of segregation. — J. Genet., 1916, vol. 5, p. 317—339. — *Plack A.* Sexual dimorphism in *Labiatae.* — Nature, 1957, vol. 180, N 4596, p. 1218—1219. — *Raven P. H.* A survey of reproduction biology in *Onagraceae.* — New Zealand J. Bot., 1979, vol. 17, N 4, p. 575—594. — *Ruttle M. L.* Cytological and embryological studies on the genus *Mentha.* — Gartenbauwiss., 1931, Bd 4, S. 428—468. — *Salisbary E. J.* Polymorphism in the flower of *Silene maritima.* — New Phytol., 1911, vol. II, N 7, p. 517—523. — *Schnarf K.* Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen. — Planta, 1937, vol. 27, N 4, p. 450—465. — *Schürhoff P. N.* Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart: Verlag von Ferdinand Enke, 1926. 123 S. — *Sherff E. E.* Revision of the genus *Schiedea* Cham. et Schlecht. — Brittonia, 1945, vol. 1, N 5, p. 308—335. — *Shore B. F.* Dioecism in New Zealand *Escalloniaceae.* — New Zealand J. Bot., 1969, vol. 7, N 2, p. 113—124. — *Skottsberg C.* Vascular plants from the Hawaiian Island. IV. — Acta Horti Gotoburgensis, 1944, vol. 15, p. 275—531. — *Skottsberg C.* Zur Naturgeschichte der Insel San Ambrosio (Islas Desventuradas, Chile). 2. Blütenpflanzen. — Arkiv för Botanik, 1963, ser. 2, vol. 4, N 15, p. 465—488. — *Simmonds N. W.* The breeding system of *Chenopodium quinoa.* 1. Male sterility. — Heredity, 1971, vol. 27, N 1, p. 73—82. — *Simpson M. J. A.*, *Webb C. J.* Germination in same New Zealand species of *Gentiana*: a preliminary report. — New Zealand J. Bot., 1980, vol. 18, N 4, p. 495—501. — *Sobrinho L. G.* Sur le comportement génétique de *Centranthus ruber* (L.) DC. 1. — Portugal. Acta Biol., 1946, ser. A 1, t. 2, p. 107—114. — *Sohmer S. H.* A preliminary report of the biology of the genus *Charpentiera* (*Amaranthaceae*). — Pacif. Sci., 1973, vol. 27, N 4, p. 399—405. — *Stewart D. A.*, *Barlow B. A.* Intraspecific polyploidy and gynodioecism in *Ptilotus obovatus* (*Amaranthaceae*). — Austral. J. Bot., 1976, vol. 24, N 2, p. 237—248. — *Storey W. B.* Genetics of the papaya. — J. Heredity, 1953, vol. 44, N 1, p. 70—78. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 42, N 3, p. 225—359. — *Tohda H.* Morphological investigations on the staminodia of the female plants in *Moehringia lateriflora* Fenzl. I. On the development of tapetal cells and pollen mother cells. — Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.), 1965, vol. 31, N 2, p. 83—92. — *Tokumasu S.* A comparative study of another development in male-fertile and male-sterile plants of *Pelargonium crispum* L'Hér. ex Ait. — Euphytica, 1976, vol. 25, N 1, p. 151—159. — *Uno G. E.* Comparative reproductive biology of hermaphroditic and male-sterile *Iris douglasiana* Herb. (*Iridaceae*). — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 5, p. 818—823. — *Vasudevan N. R.* Heterostyly and breeding mechanism of *Nymphoides cristatum* (Roxb.) O. Kuntze. — J. Bombey Natur. Hist. Soc., 1975, vol. 72, N 3, p. 677—682. — *Werth E.* Zur Kenntnis des Androeceums der Gattung *Salvia* und seiner stammesgeschichtlichen Wandlung. — Beric. Deuts. Bot. Gesel., 1956, Bd 69, Hf 7—11, S. 381—386. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer naturlichen Gliederung der Labiaten auf Grund Pollenkörner, Samenentwicklung und des reifen Samens. — Österreich. Bot. Zeit., 1967, Bd 114, Hf 4—5, S. 383—483. — *Young D. A.* The reproductive biology of *Rhus integrifolia* and *Rhus ovata* (*Anacardiaceae*). — Evolution, 1972, vol. 26, N 3, p. 406—414.

Пермский государственный университет.

Получено 21 VII 1983.

---

SUMMARY

A list of gynodioecious plants has been compiled on the basis of published sources and studies carried out at different geographical points and under conditions of collection plot. The list includes 543 species (178 genera) from 50 families of the world's flora.

---

УДК 581.84 : 581.85

Ю. В. Гамалей

# ВАРИАЦИИ КРАНЦ-АНАТОМИИ У РАСТЕНИЙ ПУСТЫНЬ ГОБИ И КАРАКУМЫ

YU. V. GAMALEY. THE VARIATIONS OF THE KRANZ-ANATOMY IN GOBI AND KARAKUM PLANTS

Изучено варьирование кранц-анатомии листьев у растений пустынь Гоби и Каракумы. На материале представителей семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae* описаны два общих структурных варианта, различающихся знаком дифференциации пластид. Составлена их подробная цитологическая характеристика. Показана связь с типами кранц-анатомии, выделенными R. C. Carolin с соавторами (1973, 1975) в пределах каждого из этих семейств. Дана количественная оценка степени дифференциации пластид и митохондрий в разных слоях мезофилла для 15 видов маревых и 7 видов злаков.

Анатомические исследования растений, обитающих в аридных областях Земли, показали, что среди этих растений большое распространение имеет изолатеральный тип анатомии листа с радиальным расположением хлоренхимы вокруг проводящих пучков и дифференциацией ее на два или несколько типов клеток. Дифференциация хлоренхимы, переход к кооперативному фотосинтезу и $C_4$- или CAM-метаболизму, позволяющие сократить потребление воды на фотосинтез и снизить потери органического вещества на фотодыхание, дают преимущества в условиях пустынь и могут рассматриваться как характерные черты аридного габитуса (Мокроносов, 1981; Winter, 1981; Ogren, Chollet, 1982). К растениям этой группы относятся многие эволюционно молодые виды, активно осваивающие аридные области. Анализ их распространения в растительных сообществах пустынь Гоби и Каракумы показывает, что доля их участия возрастает по мере усиления аридности (Василевская, Бутник, 1981; Гамалей, 1984), т. е. они относятся к числу растений, наиболее приспособленных к почвенно-климатическим условиям пустынь.

Кранц-анатомия с послойной дифференциацией мезофилла обычно рассматривается как индикатор $C_4$- или CAM-метаболизма, но работы последних лет обнаружили большое варьирование у растений с кранц-анатомией таких признаков, как показатель изотопной дискриминации, кислородный эффект фотосинтеза, тип энзиматической активности (Rathnam, Chollet, 1980; Winter, 1981; Zalenskii, Glagoleva, 1981; Bassham, Buchanan, 1982). В свою очередь и кранц-анатомия оказалась довольно разнообразной по набору структурных и особенно ультраструктурных деталей: найдено много промежуточных форм, различающихся степенью выраженности дифференциации мезофилла (Smith, Turner, 1975; Holaday e. a., 1984, и др.). Большинство авторов склонны объяснять структурное и биохимическое разнообразие, наблюдаемое в пределах даже небольших таксонов (родов, видов), активной эволюцией этого анатомо-физиологического типа, многообразием его форм и независимостью их филогенетического становления в разных таксонах (Das, Santakumari, 1978; Rathnam, Chollet, 1980; Ogren, Chollet, 1982).

Недостаточная ясность структурно-функциональных взаимосвязей между кранц-анатомией и $C_4$-метаболизмом дает основание еще раз обратиться к проблеме классификации структурных вариаций, встречающихся в пределах кранц-анатомического типа. В данной статье обобщены сведения по варьиро-

ванию кранц-анатомии у видов семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae*, распространенных в Гоби и Каракумах. Эти семейства отличаются наиболее частой встречаемостью кранц-анатомии и наибольшим варьированием ее признаков. Сопоставляя типы кранц-анатомии, выделенные R. C. Carolin с соавторами (1973, 1975) для представителей каждого из семейств, и результаты наших наблюдений, мы преследовали две задачи: 1) определить общие признаки и на их основе предложить типологию, пригодную для представителей обоих семейств; 2) путем количественной оценки признаков дифференциации органелл в разных слоях мезофилла составить точное представление о диапазонах таксономического варьирования признаков в пределах каждого типа кранц-анатомии.

## Материал и методы

Изучена анатомия листа, включая ультраструктуру, у 15 видов сем. *Chenopodiaceae* и 7 видов сем. *Poaceae* (табл. 1). Многие из них относятся к доминантам и содоминантам растительных сообществ пустынь, некоторые встречаются только в оазисах. Общая анатомическая характеристика и данные о распространении растений этой группы опубликованы ранее (Гамалей, 1984).

ТАБЛИЦА 1

Объекты наблюдений

| Флора Гоби | Флора Каракумов |
|---|---|
| *Chenopodiaceae* | |
| Кохиоидная группа | |
| *Bassia hyssopifolia* (Pall.) Ktze. | |
| *Kochia melanoptera* Bunge | *Kochia odontoptera* Schrenk |
| Сальзолоидная группа | |
| | *Horaninovia minor* Schrenk |
| | *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aell. |
| *Salsola collina* Pall. | *Salsola praecox* Litv. |
| *Halogeton arachnoidea* (Moq.) Bunge | |
| *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge | *Haloxylon aphyllum* (Mink.) Jljin. |
| Сведоидная группа | |
| | *Suaeda arcuata* Bunge |
| | *S. corniculata* (C. A. Mey.) Bunge |
| Атриплекоидная группа | |
| | *Londesia eriantha* Fisch. et Mey. |
| *Atriplex sibirica* L. | *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir. |
| *Poaceae* | |
| Паникоидная группа | |
| *Echinochloa crus-galli* (L.) P. B. | |
| Аристидоидная группа | |
| *Aristida heymannii* Rgl. | *Stipagrostis karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel. |
| Хлоридоидная группа | |
| *Aeluropus micrantherus* Tzvel. | |
| *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi | |
| *Enneopogon borealis* (Griseb.) Honda | |
| | *Cynodon dactylon* (L.) Pers. |

Примечание. Деление на анатомические группы дано по Carolin с соавторами (1973, 1975).

Материал препарировали для световой и электронной микроскопии по стандартной методике: фиксация фрагментов листа глутаровым альдегидом и осмием, заливка в эпон. Срезы получены на ультратоме «Reichert», световые снимки — на микроскопе «Orgaval», электронно-микроскопические — JEM-7A. Морфометрия выполнена по снимкам. Парциальные объемы органелл в клетке и тканей в листе определены с помощью сеток случайного шага, среднее число тилакоидов в гранах хлоропластов — прямыми измерениями. Показатель гранальности хлоропластов рассчитан по формуле $J_g = L_c/L_t$, где $L_c$ — протяженность контактов тилакоидов на срезе хлоропласта, $L_t$ — общая протяженность тилакоидов. Показатель дифференциации определен как разница между показателями гранальности хлоропластов хлоренхимы и обкладки, $J_d = J_{gc} - J_{gs}$. Ошибка измерений вычислялась как двойная среднеквадратическая, она не превышала 10 %.

## Результаты и обсуждение

Состав тканей листа. У всех изученных видов дифференциация мезофилла на хлоренхиму, хлоренхимную обкладку пучков, водоносную ткань выражена отчетливо (рис. 1, 2; табл. I—IV). У маревых анатомическая структура более разнообразная: хлоренхима прерывистая или сплошная, окружающая каждый пучок или весь проводящий цилиндр, расположенная внутри или снаружи от водоносной ткани (рис. 1). У злаков она более стереотипная, различающаяся только количеством и распределением склеренхимы, объемом водоносной (моторной) ткани (рис. 2). Общими признаками анатомии листа изученных групп растений являются сравнительно малый объем хлорофиллоносной ткани в листе (20—40 %) и низкое объемное отношение хлоренхимы и хлоренхимной обкладки пучков (1.5—2) (рис. 3). Аналогичные показатели листьев дорсивентральной анатомии значительно выше: объем хлорофиллоносной ткани — 50—60 %, отношение хлоренхимы и неспециализированной обкладки — 8—10 (Гамалей, 1984). Такое же различие $C_3$- и $C_4$-растений по количественному соотношению зеленых и бесцветных тканей в листе описано D. J. Longstreth e. a. (1980) и P. W. Hattersley (1984).

Между отдельными группами изученных нами растений различия по этим показателям небольшие (рис. 3). Минимальный объем хлорофиллоносных тканей у кохиоидных и сальзолоидных маревых, максимальный — у атриплекоидных; у злаков этот показатель почти не варьирует. Отношение хлоренхимы к обкладке около 2 у атриплекоидных маревых; у злаков, кохиоидных и сальзолоидных маревых еще меньше — 1.5.

Водоносная ткань, часто выделяемая как третий компонент мезофилла в листьях с кранц-типом анатомии (Shomer-Ilau e. a., 1979), у маревых представлена гипертрофированной паренхимной обкладкой пучков и (или) гиподермой (рис. 1). У злаков аналогична ей по наполнению водой моторная ткань (рис. 2). Объемы хлорофиллоносной и водоносной тканей связаны обратной зависимостью. В листьях кохиоидной и сальзолоидной групп суммарный объем хлорофиллоносных тканей 25—30, а водоносных — 40—45 %, их отношение меньше единицы (рис. 3). В листьях сведоидной и атриплекоидной групп, наоборот, хлорофиллоносные ткани занимают 35—40, а водоносные — 10—15 %, отношение — 2—3. Такое же отношение хлорофиллоносной и водоносной (моторной) тканей в листьях злаков аристидоидной и хлоридоидной групп.

Величина пластидома. Различие клеток по величине пластидома — один из признаков дифференциации ассимиляционной ткани в листьях кранц-анатомии. Парциальный объем пластид в клетках хлоренхимы примерно вдвое ниже, чем в клетках обкладки, — такое соотношение характерно для всех видов (табл. 2). Это различие создается в основном за счет большей величины пластид обкладки. Показано и более высокое содержание ДНК в этих пластидах (Herrmann, Possingham, 1980). Число пластид может быть равным или даже бо́льшим в клетках хлоренхимы. Суммарный для ткани объем пластид в хлоренхиме и в обкладке может быть в конечном счете равным: парциальный объем пластид в клетках обкладки примерно вдвое больший, чем в хлоренхиме (табл. 2), но доля объема самой обкладки в листе, наоборот, вдвое меньше, чем хлоренхимы (рис. 3).

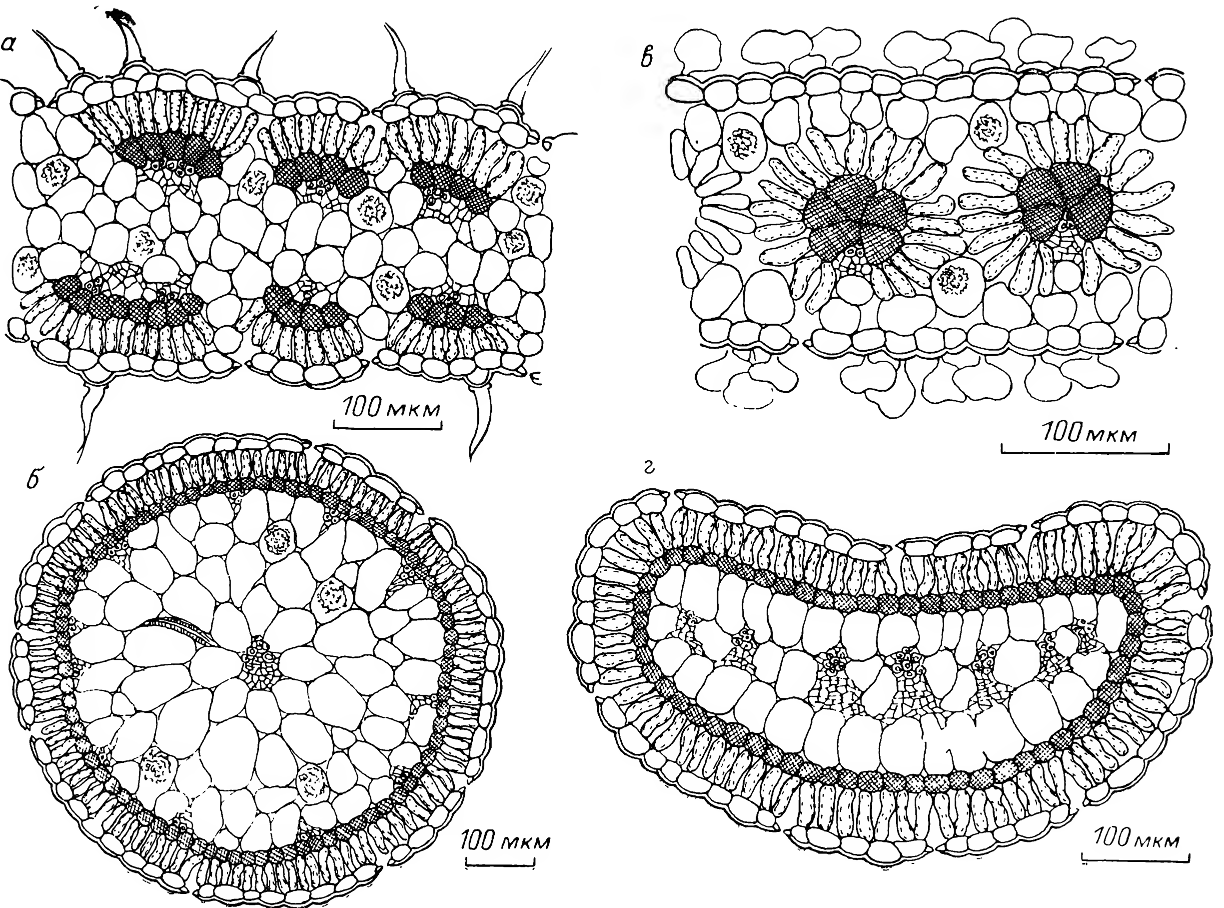



Рис. 1. Типы кранц-анатомии в сем. *Chenopodiaceae* (типология по: Carolin e. a., 1975).

*а* — кохиоидный тип, *Bassia hyssopifolia*; *б* — сальзолоидный тип, *Salsola collina*; *в* — атриплекоидный тип, *Atriplex sibirica*; *г* — сведоидный тип, *Suaeda arcuata*. *Заштрихованы* клетки обкладки пучков.

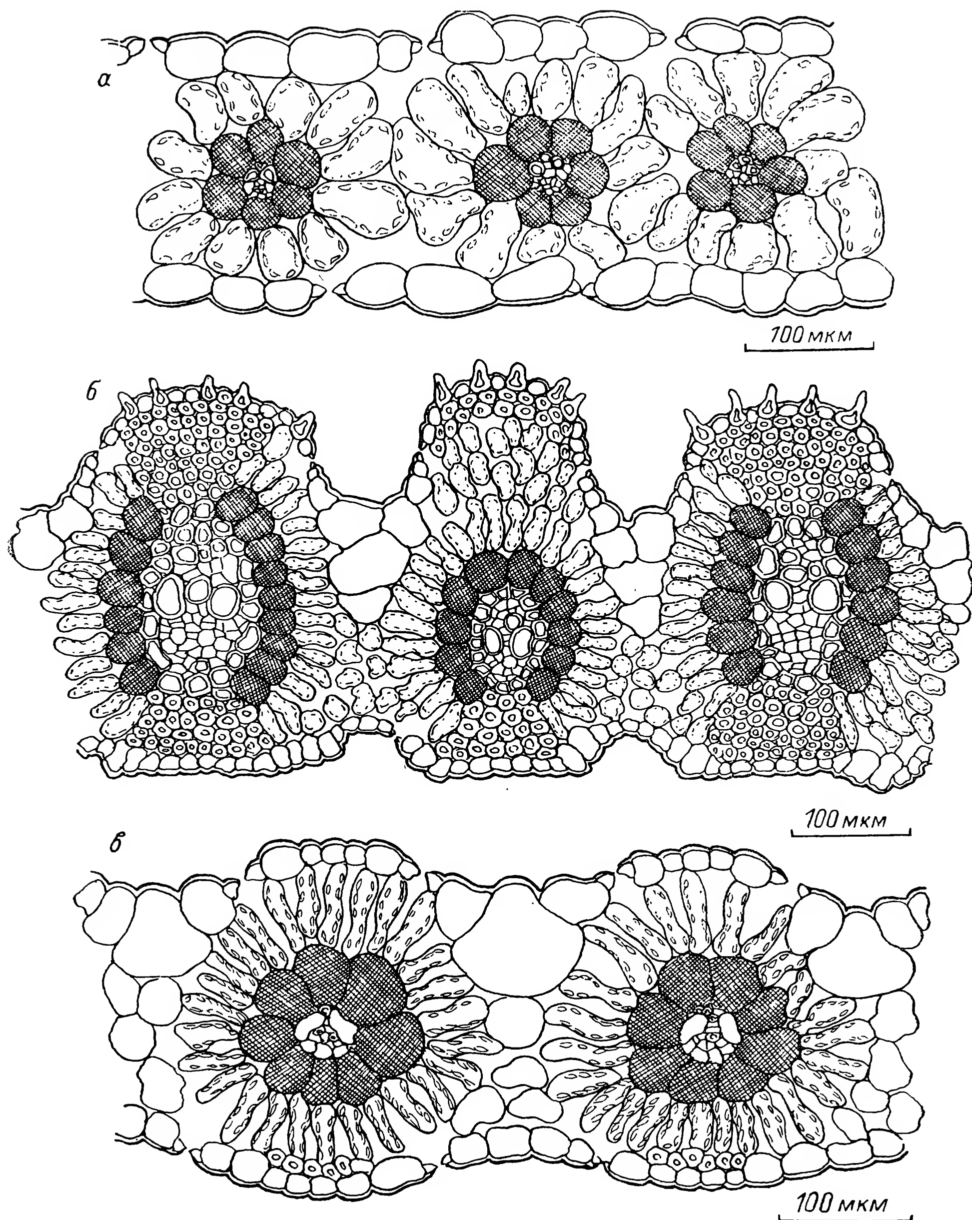



Рис. 2. Типы кранц-анатомии в сем. *Poaceae* (типология по: Carolin e. a., 1973).

*а* — паникоидный тип, *Echinochloa crus-galli*; *б* — аристидоидный тип, *Stipagrostis karelinii*; *в* — хлоридоидный тип, *Enneopogon borealis*. *Заштрихованы* клетки обкладки пучков.

Клетки водоносных тканей тоже содержат хлоропласты, но доля их объема в клетке настолько незначительна (меньше 1 %), что обоснованность отнесения водоносных тканей к числу хлоренхимных для большинства изученных видов сомнительна. Исключение составляют виды рода *Suaeda*, у которых этот показатель достигает 10 % и более, приближаясь к цифрам, характерным для хлоренхимы (табл. 2). Клетки водоносной паренхимы видов рода *Suaeda* близки к хлоренхимным и по числу пластид, показатель парциального объема их пластид значительно ниже в основном из-за большей величины самих клеток. На эту особенность водоносной паренхимы некоторых видов рода *Suaeda* обратили внимание и другие авторы (Shomer-Ilau e. a., 1979; Биль и др., 1983).

Структура пластид. Различие пластид хлоренхимы и обкладки по степени гранальности их тилакоидной системы — другой важный признак дифференциации тканей в листьях кранц-анатомии. Он был замечен одним




**Рис. 3. Тканевый состав листа.**

Виды сем. *Chenopodiaceae* (левый столбец). Кохиоидная группа: *1* — *Bassia hyssopifolia*, *2* — *Kochia melanoptera*, *3* — *K. odontoptera*; сальзолоидная группа: *4* — *Horaninovia minor*, *5* — *Aellenia subaphylla*, *6* — *Salsola praecox*, *7* — *S. collina*, *8* — *Halogeton arachnoidea*, *9* — *Haloxylon ammodendron*, *10* — *H. aphyllum*; сведоидная группа: *11* — *Suaeda corniculata*, *12* — *S. arcuata*; атриплекоидная группа: *13* — *Londesia eriantha*, *14* — *Atriplex sibirica*, *15* — *A. dimorphostegia*. Виды сем. *Poaceae* (правый столбец). Паникоидная группа: *1* — *Echinochloa crus-galli*; аристидоидная группа: *2* — *Aristida heymannii*, *3* — *Stipagrostis karelinii*; хлоридоидная группа: *4* — *Aeluropus micrantherus*, *5* — *Cleistogenes songorica*, *6* — *Enneopogon borealis*, *7* — *Cynodon dactylon*. *э* — эпидерма, *г* — гиподерма, *х* — хлоренхима, *хо* — хлоренхимная обкладка, *вп* — водоносная паренхима, *мт* — моторная ткань, *мо* — местомная обкладка, *с* — склеренхима, *пт* — проводящие ткани, *м* — межклетники.

ТАБЛИЦА 2

Содержание пластид в клетках разных тканей листа

| Вид | Парциальная площадь пластид на срезе клетки, $\frac{N_{пл}S_{пл}}{S_{кл}} \cdot 100\%$ | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | эпидерма | гиподерма | хлоренхима | хлоренхимная обкладка | водоносная паренхима | моторная ткань |
| *Chenopodiaceae* | | | | | | |
| Кохиоидная группа | | | | | | |
| *Bassia hyssopifolia* | 3 | | 36 | 79 | 0.4 | |
| *Kochia melanoptera* | 2 | | 31 | 78 | 0.3 | |
| Сальзолоидная группа | | | | | | |
| *Salsola praecox* | 4 | | 30 | 68 | 0.5 | |
| *Horaninovia minor* | 4 | 5 | 29 | 71 | 0.6 | |
| Сведоидная группа | | | | | | |
| *Suaeda corniculata* | 4 | | 28 | 49 | 11 | |
| *S. arcuata* | 2 | | 25 | 45 | 14 | |
| Атриплекоидная группа | | | | | | |
| *Londesia eriantha* | 3 | 2 | 31 | 52 | | |
| *Atriplex sibirica* | 2 | 0.7 | 25 | 73 | | |
| *Poaceae* | | | | | | |
| Паникоидная группа | | | | | | |
| *Echinochloa crus-galli* | 8 | | 42 | 77 | | |
| Аристидоидная группа | | | | | | |
| *Stipagrostis karelinii* | 3 | | 34 | 61 | | 0.1 |
| Хлоридоидная группа | | | | | | |
| *Aeluropus micrantherus* | 2 | | 23 | 65 | | 0.1 |
| *Cynodon dactylon* | 3 | | 25 | 68 | | 0.05 |

из первых, и на базе именно этих наблюдений возникла гипотеза кооперативного фотосинтеза. У изученных нами растений полностью агранальные хлоропласты с нулевым показателем гранальности не встречаются, диапазон варьирования этого показателя — 0.05—0.8 (табл. 3). Условно как гранальные определены пластиды с показателем гранальности выше 0.4, как агранальные — с показателем ниже 0.4.

Дифференциация хлоренхимы и обкладки по гранальности их пластид подтверждена на материале всех изученных видов (табл. 3), но степень дифференциации видоспецифична. Разница между показателями гранальности пластид хлоренхимы и обкладки, принимаемая за показатель их дифференциации, в группе изученных растений варьирует в диапазоне от 0.2 до 0.6. Но еще более важно, что знак этого показателя оказался разным (табл. 3) в связи с противоположным распределением гранальных и агранальных пластид в клетках хлоренхимы и обкладки. Определились две группы растений. В одной (кохиоидные и сальзолоидные маревые, паникоидные и аристидоидные злаки) хлоренхима имеет гранальные пластиды, обкладка — агранальные (табл. I, III). В другой (атриплекоидные и сведоидные маревые, хлоридоидные злаки), наоборот, обкладка имеет гранальные пластиды, хлоренхима — агранальные (табл. II, IV). Первый вариант дифференциации пластид подробно описан в литературе (Carolin e. a., 1973, 1975; Leatsch, 1974; Вознесенская, 1976а, и др.). Второй менее известен. В связи с этим целесообразно ввести понятия прямого и обратного вариантов дифференциации пластид (прямого и обратного кранц-типов): в каче-

ТАБЛИЦА 3

Диапазон дифференциации пластид хлоренхимы и обкладки в листьях кранц-анатомии

| № п. п. | Вид | Показатель гранальности пластид, $J_g = \frac{L_c}{L_t}$ | | Показатель дифференциации пластид, $J_d = J_{gc} - J_{gs}$ |
|---|---|---|---|---|
| | | хлоренхима $J_{gc}$ | обкладка $J_{gs}$ | |
| | *Chenopodiaceae* | | | |
| | Кохиоидная группа | | | |
| 1 | *Bassia hyssopifolia* | 0.62 | 0.06 | 0.56 |
| 2 | *Kochia melanoptera* | 0.53 | 0.05 | 0.48 |
| 3 | *Kochia odontoptera* | 0.59 | 0.06 | 0.53 |
| | Сальзолоидная группа | | | |
| 4 | *Horaninovia minor* | 0.72 | 0.09 | 0.63 |
| 5 | *Aellenia subaphylla* | 0.51 | 0.09 | 0.42 |
| 6 | *Salsola praecox* | 0.65 | 0.10 | 0.55 |
| 7 | *S. collina* | 0.58 | 0.25 | 0.33 |
| 8 | *Halogeton arachnoidea* | 0.54 | 0.20 | 0.34 |
| 9 | *Haloxylon ammodendron* | 0.55 | 0.20 | 0.35 |
| 10 | *H. aphyllum* | 0.44 | 0.24 | 0.20 |
| | Сведоидная группа | | | |
| 11 | *Suaeda corniculata* | 0.31 | 0.80 | —0.49 |
| 12 | *S. arcuata* | 0.20 | 0.76 | —0.56 |
| | Атриплекоидная группа | | | |
| 13 | *Londesia eriantha* | 0.65 | 0.44 | 0.21 |
| 14 | *Atriplex sibirica* | 0.19 | 0.56 | —0.37 |
| 15 | *A. dimorphostegia* | 0.15 | 0.65 | —0.50 |
| | *Poaceae* | | | |
| | Паникоидная группа | | | |
| 1 | *Echinochloa crus-galli* | 0.64 | 0.22 | 0.42 |
| | Аристидоидная группа | | | |
| 2 | *Stipagrostis karelinii* | 0.67 | 0.21 | 0.46 |
| | Хлоридоидная группа | | | |
| 3 | *Aeluropus micrantherus* | 0.39 | 0.64 | —0.25 |
| 4 | *Cleistogenes songorica* | 0.33 | 0.55 | —0.22 |
| 5 | *Cynodon dactylon* | 0.34 | 0.65 | —0.31 |
| 6 | *Enneopogon borealis* | 0.38 | 0.63 | —0.25 |

стве прямого предлагается рассматривать чаще встречающийся вариант с более гранальными пластидами в хлоренхиме, в качестве обратного — с более гранальными в обкладке.

На рис. 4 показано графическое распределение видов по показателям гранальности пластид хлоренхимы и обкладки. Для представителей обоих семейств оказался характерным большой разброс, отражающий вариации их кранц-анатомии по степени и знаку дифференциации пластид. Зона равных значений показателей на графике свободна; видов с одинаковыми показателями гранальности пластид хлоренхимы и обкладки нет (минимальное различие этих показателей отмечено у *Londesia eriantha*). Группы прямого и обратного вариантов дифференциации пластид на графике отчетливо обособлены.

В клетках водоносной паренхимы, независимо от ее распределения внутри листа, пластиды у всех видов гранальные. Связь между направлением дифференциации пластид в ассимиляционных тканях и типом пластид водоносной паренхимы не установлена. Это еще раз подтверждает малую значимость пластид водоносных тканей в кооперативном фотосинтетическом процессе.

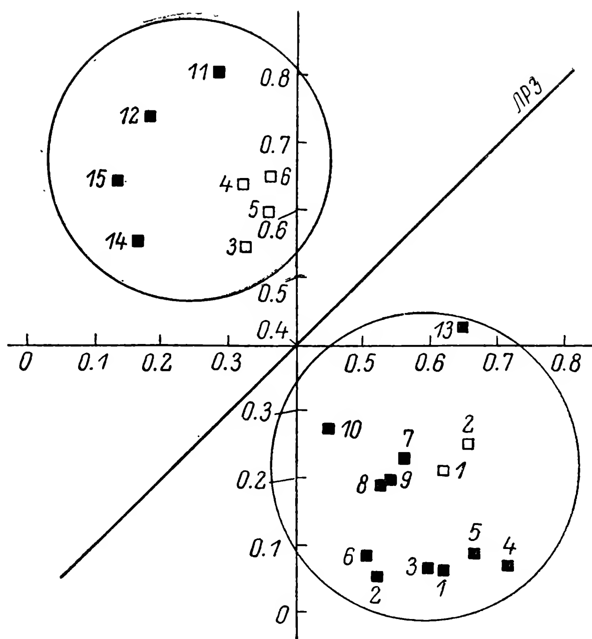



Рис. 4. Распределение изученных растений по гранальности пластид хлоренхимы и обкладки.

*По оси абсцисс* — показатель гранальности пластид хлоренхимы, *по оси ординат* — обкладки: *темные символы* — виды сем. *Chenopodiaceae*, *светлые* — виды сем. *Poaceae*; нумерация видов такая же, как в табл. 3; *ЛРЗ* — линия равных значений показателей, соответствующая отсутствию дифференциации пластид хлоренхимы и обкладки по структуре тилакоидной системы. В группы объединены виды с прямым (нижняя группа) и обратным (верхняя группа) вариантами гранальной дифференциации пластид.

Изучение варьирования кранц-анатомии на материале листьев близкородственных видов и родов (Antonielli e. a., 1980; Hattersley e. a., 1982; Holaday e. a., 1984), и особенно на материале онтогенетических серий листьев (Crespo e. a., 1979; Raghavendra, 1980), показывает, что дифференциация пластид хлоренхимы и обкладки по степени гранальности не является устойчивым признаком кранц-анатомии и может иметь большой диапазон изменчивости. Судя по онтогенетическим изменениям этого признака, можно думать, что кранц-анатомия служит необходимой предпосылкой для дифференциации пластид, но сама по себе еще не является фактором, детерминирующим дифференциацию.

Другие признаки дифференциации пластид — различия их по количеству пластидного ретикулума и содержанию крахмала. В большей мере пластидный ретикулум свойствен агранальным хлоропластам, поэтому и распределение растений по этому признаку оказалось таким же, как по признаку гранальности пластид: в группе растений с обычным вариантом распределения гранальных и агранальных пластид он встречается в большом количестве в пластидах обкладки, в группе с обратным распределением — в пластидах хлоренхимы (табл. 4). Повышенная способность к крахмалонакоплению свойственна пластидам обкладки всех растений, независимо от того, являются они гранальными или агранальными (табл. 4). У растений с обратным вариантом кранц-анатомии различия клеток хлоренхимы, обкладки и водоносной паренхимы по этому признаку более выражены. Но этот признак очень сильно варьирует в зависимости от возраста листа, и, вероятно, ему не следует придавать большого значения при классификации разновидностей кранц-анатомии.

Величина и структура хондриома. Различие видов по объему хондриома в клетках хлоренхимы и обкладки совпало с различием их по распределению гранальных и агранальных пластид. В обеих группах растений (табл. 4) хондриом более развит в клетках обкладки, но в группе с прямым вариантом кранц-анатомии различие клеток хлоренхимы и обкладки по этому признаку сравнительно небольшое, 2—3-кратное, в группе с обратным вариантом может быть 10-кратным. Больший объем хондриома клеток обкладки у этих растений сочетается с очень своеобразной формой митохондриальных крист (табл. II, IV). Кристы имеют не свойственную растительным митохондриям регулярность: форма их может быть пластинчатой (табл. IV) или трубчатой (табл. II). Трубчатые кристы могут локально трансформироваться в пластинчатые, а пластинчатые — сворачиваться концентрически и контактировать друг с другом подобно тилакоидам пластид. Такие митохондрии на срезах часто трудно отличить от агранальных пластид.

Больший объем хондриома в клетках обкладки и необычная форма крист их митохондрий были уже ранее отмечены у некоторых маревых (*Suaeda microphylla*: Вознесенская, 1976б) и злаков (*Cynodon dactylon*: Frederick, Newcomb,

ТАБЛИЦА 4

Ультраструктурные признаки прямого и обратного вариантов кранц-анатомии

| Признак | Прямой вариант | | Обратный вариант | |
|---|---|---|---|---|
| | клетки хлоренхимы | клетки обкладки | клетки хлоренхимы | клетки обкладки |
| Распределение цитоплазмы и органелл | | Центрипетальное или центрифугальное | | Центрипетальное |
| Парциальный объем хлоропластов в клетке, в % | 30—35 | 70—78 | 22—30 | 65—75 |
| Тип хлоропластов | Гранальные | Агранальные | | Гранальные |
| Среднее число тилакоидов в гранах хлоропластов | Больше 5 | 1—2 | 1—4 | Больше 5 |
| Показатель гранальности хлоропластов | Больше 0.4 | Меньше 0.4 | | Больше 0.4 |
| Количество пластидного ретикулума | Мало | Много | | Мало |
| Содержание крахмала в хлоропластах | Низкое | Высокое | Низкое | Высокое |
| Парциальный объем митохондрий в клетке, в % | 1 | 2—3 | 1 | 7—10 |
| Форма крист митохондрий | | Нерегулярная | | Регулярная пластинчатая или трубчатая |
| Парциальный объем микротел в клетке, в % | Меньше 1 | 2—3 | Меньше 1 | 2—3 |

1971). На основании наших данных можно утверждать, что обе эти структурные особенности более выражены у растений с обратным вариантом кранц-анатомии (табл. 4). Особенно в этом отношении выделяются обкладочные митохондрии у видов рода *Atriplex* (табл. II). Специфичность формы крист и их плотная регулярная упаковка, свидетельствующая о значительно большей протяженности внутренней мембраны, дают основание для поиска биохимических особенностей таких митохондрий. Уже показано, например, что именно митохондрии обкладки являются местом декарбоксилирования аспарагиновой кислоты (Kagawa, Hatch, 1975; Rathnam, 1978); отмечена также дифференциация митохондрий хлоренхимы и обкладки по окислению глицина; активность этого процесса в клетках обкладки значительно выше (Ohnishi, Kanai, 1983).

Величина и структура микротел. Содержание микротел в клетках обкладки в 2—3 раза выше, чем в клетках хлоренхимы (табл. 4). У некоторых видов с обратным вариантом кранц-анатомии (*Atriplex dimorphostegia*, *A. sibirica*) дифференциация клеток хлоренхимы и обкладки по этому признаку еще более сильная, но в целом разница между двумя вариантами кранц-анатомии по соотношению микротел в клетках хлоренхимы и обкладки не кажется достаточно явной. Размер микротел обкладки у всех растений варьирует очень сильно, даже в пределах одной клетки. Структура матрикса может быть видоспецифичной. Например, у видов родов *Atriplex* и *Cynodon* в матриксе обкладочных микротел постоянно встречаются фибриллы, аналогичные описанным ранее для микротел обкладки *Cynodon dactylon* (Frederick, Newcomb, 1971). Считать их обязательной структурной особенностью обратного варианта кранц-анатомии тоже пока нет оснований.

По другим ультраструктурным признакам различий между этими двумя вариантами кранц-анатомии, по-видимому, нет, во всяком случае они менее существенны, чем описанные выше.

## Заключение

Общие черты кранц-анатомии изученных маревых и злаков следующие: 1) малый объем ассимиляционной ткани в листе, вдвое меньший, чем в листьях дорсивентральной анатомии; 2) тенденция к выравниванию хлоренхимы и об-

кладки по объему ткани и по суммарному содержанию в ней пластид; 3) дифференциация клеток хлоренхимы и обкладки по числу, величине и гранальности пластид, по числу, величине и структуре митохондрий, по содержанию микротел.

Ранее установленное деление кранц-анатомического типа на два подтипа по признаку наличия или отсутствия дифференциации пластид хлоренхимы и обкладки (см.: Carolin e. a., 1973, 1975) требует уточнения. Измерения показателя гранальности пластид показали, что дифференциация пластид хлоренхимы и обкладки может носить разный характер: 1) пластиды хлоренхимы более гранальные, чем пластиды обкладки (прямой вариант); 2) пластиды обкладки более гранальные, чем пластиды хлоренхимы (обратный вариант). Многие растения, ранее отнесенные к группе с отсутствием дифференциации пластид, должны быть включены в группу с обратным знаком дифференциации. Это не исключает существования варианта кранц-анатомии без дифференциации пластид по признаку гранальности (нулевой вариант). Судя по литературным данным, такой вариант кранц-анатомии характерен для некоторых маревых (несколько видов рода *Atriplex*: Osmond, 1974), сложноцветных (*Flaveria brownii*: Holaday e. a., 1984), крестоцветных (*Moricandia arvensis*: Holaday e. a., 1981), злаков (*Panicum milioides*: Holaday e. a., 1981); обычно он оценивается как анцестральный. Среди изученных нами растений не встречался.

ТАБЛИЦА 5

Распределение прямого и обратного вариантов кранц-анатомии по анатомическим группам, выделенным Carolin с соавторами (1973, 1975)

| Прямой вариант | Обратный вариант |
|---|---|
| *Chenopodiaceae* | |
| Кохиоидная<br>Сальзолоидная | Атриплекоидная<br>Сведоидная |
| *Poaceae* | |
| Паникоидная<br>Аристидоидная | Хлоридоидная |

Наличие прямого, обратного и нулевого вариантов дифференциации пластид в обоих семействах (маревые и злаки) позволяет поставить деление на типы по признакам дифференциации пластид в классификационной системе кранц-типов на ступень выше, чем деление на типы по анатомическим признакам в пределах каждого семейства, предложенное Carolin с соавторами (1973, 1975). Типологии, составленные по каждой из групп признаков, легко накладываются (табл. 5) и хорошо дополняют друг друга. Совместное их использование может оказаться удобным для структурной диагностики кранц-типов.

Попытка согласования структурных особенностей прямого и обратного вариантов кранц-анатомии с биохимическими данными пока затруднена отсутствием комплексных структурно-биохимических исследований на одних и тех же объектах. Накопленный в литературе материал показывает, что варьирование структурных и биохимических признаков среди близкородственных видов (Antonielli e. a., 1980; Shaw, Sueins, 1981; Hattersley e. a., 1982) или экотипов одного и того же вида (Ellis, 1974; Das, Santakumari, 1978; Frean e. a., 1983) даже разновозрастных листьев одной особи (Crespo e. a., 1979; Raghavendra, 1980) может быть достаточным для того, чтобы результаты исследований оказались несопоставимыми. Проведение совместных структурных и биохимических исследований на одних и тех же растениях могло бы помочь преодолению этих методических трудностей и оказалось бы несомненно полезным для решения проблемы соотношения структуры и функции у растений с кранц-синдромом.

Автор выражает благодарность М. В. Пахомовой и Н. Н. Слемневу за помощь при сборе материалов и их обработке, А. Т. Мокроносову, Т. А. Глаголевой, Е. В. Вознесенской за совместное обсуждение результатов исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

*Биль К. Я.*, *Любимов В. Ю.*, *Трусов М. Ф.* и др. Участие трех типов автотрофных тканей в суточной динамике ассимиляции $CO_2$ у некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 54—61. — *Василевская В. К.*, *Бутник А. А.* Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 992—1001. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 3, с. 342—351. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 11, с. 1546—1557. — *Гамалей Ю. В.* Анатомия листа у растений пустыни Гоби. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 569—584. — *Мокроносов А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 195 с. — *Antonielli M.*, *Lupafelli M.*, *Venanzi G.* Studio comparato di diversi parenchimi clorofilliani di aleune piante $C_4$. — An. Fac. Agr. Univ. Studi Perugia, 1980, vol. 34, p. 400—418. — *Bassham J. A.*, *Buchanan B. B.* Carbon dioxide fixation pathways in plants and bacteria. — In: Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant productivity, N. Y.: Acad. Press, 1982, vol. 2, p. 141—190. — *Carolin R. C.*, *Jacobs S. W. L.*, *Vesk M.* The structure of the cells of mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1973, vol. 66, N 4, p. 259—275. — *Carolin R. C.*, *Jacobs S. W.*, *Vesk M.* Leaf structure in *Chenopodiaceae*. — Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr., 1975, Bd 95, N 2, S. 226—255. — *Crespo H. M.*, *Frean M.*, *Cresswell C. F.*, *Tew J.* The occurrence of both $C_3$ and $C_4$ photosynthetic characteristics in a single *Zea mays* plant. — Planta, 1979, vol. 147, N 3, p. 257—263. — *Das V. S. R.*, *Santakumari M.* The incomplete evolution of $C_4$-photosynthesis within the pantropical taxon, *Boerhaavia* (*Nyctaginaceae*). — Photosynthetica, 1978, vol. 12, N 4, p. 418—422. — *Ellis R. B.* The significance of the occurrence of both kranz and non-kranz leaf anatomy in the grass species *Alloteropsis semialata*. — South. Afr. J. Sci., 1974, vol 70, N 6, p. 169—173. — *Frean M. L.*, *Ariovick D.*, *Cresswell C. F.* $C_3$ and $C_4$ photosynthetic and anatomical forms of *Alloteropsis semialata* (R. Br.) Hitchcock. 2. A comparative investigation of leaf ultrastructure and distribution of chlorenchyma in the two forms. — An. Bot., 1983, vol. 51, N 6, p. 811—821. — *Frederick S. E.*, *Newcomb E. H.* Ultrastructure and distribution of microbodies in leaves of grasses with and without $CO_2$-photorespiration. — Planta, 1971, vol. 96, N 2, p. 152—174. — *Hattersley P. W.* Characterization of $C_4$ type leaf anatomy in grasses (*Poaceae*). Mesophyll: bundle sheath area ratios. — An. Bot., 1984, vol. 53, N 2, p. 167—179. — *Hattersley P. W.*, *Watson F. L. S.*, *Johnston C. R.* Remarkable leaf anatomical variations in *Neurachue* and its allies (*Poaceae*) in relation to $C_3$ and $C_4$ photosynthesis. — Bot. J. Lin. Soc., 1982, vol. 84, N 4, p. 265—272. — *Herrmann R. G.*, *Possingham J. V.* Plastid DNA — the plastome. — In: Chloroplasts. Berlin: Springer, 1980, p. 45—85. — *Holaday A. S.*, *Shieh Y.-J.*, *Lee K. W.*, *Chollet R.* Anatomical, ultrastructural and enzymic studies of leaves of *Moricandia arvensis*, a $C_3$—$C_4$ intermediate species. — Biochim. Biophys. Acta, 1981, vol. 637, N 2, p. 334—341. — *Holaday A. S.*, *Lee K. W.*, *Chollet R.* $C_3$—$C_4$ intermediate species in the genus *Flaveria*: leaf anatomy, ultrastructure and the effect of $O_2$ on the $CO_2$ compensation concentration. — Planta, 1984, vol. 160, N 1, p. 25—32. — *Kagawa T.*, *Hatch M. D.* Mitochondria as a site of $C_4$ acid decarboxylation in $C_4$-pathway photosynthesis. — Arch. Biochem. Biophys., 1975, vol. 167, N 2, p. 687—696. — *Leatsch W. M.* The $C_4$ syndrom; a structural analysis. — An. Rev. Plant Physiol., 1974, vol. 25, p. 27—52. — *Longstreth D. J.*, *Hartsock T. L.*, *Nobel P. S.* Mesophyll cell properties for some $C_3$ and $C_4$ species with high photosynthetic rates. — Physiol. Plant., 1980, vol. 48, N 4, p. 494—498. — *Ogren W. L.*, *Chollet R.* Photorespiration. — In: Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant productivity. N. Y.: Acad. Press, 1982, vol. 2, p. 190—228. — *Ohnishi J.-J.*, *Kanai R.* Differentiation of photorespiratory activity between mesophyll and bandle sheath cells of 4 carbon pathway plants: I. Glycine oxidation by mitochondria. — Plant Cell Physiol., 1983, vol. 24, N 8, p. 1411—1420. — *Osmond C. B.* Leaf anatomy of Australian saltbushes in relation to photosynthetic pathways. — Austr. J. Bot., 1974, vol. 22, N 1, p. 39—44. — *Raghavendra A.* Variation with age in the photosynthetic carbon fixation pattern by leaves of *Amaranthus paniculatus* and *Oryza sativa*: change in the primary carboxylation but no shift from $C_4$ or $C_3$ pathway. — Physiol. Plant., 1980, vol. 49, N 4, p. 405—409. — *Rathnam C. K. M.* Studies with isolated bundle sheath mitochondria. — FEBS Let., 1978, vol. 96, N 2, p. 367—372. — *Rathnam C. K. M.*, *Chollet R.* Photosynthetic carbon metabolism in $C_4$ plants and $C_3$—$C_4$ intermediate species. — In: Progress in phytochemistry, 1980, vol. 6, p. 1—48. — *Shaw R. B.*, *Sueins F. E.* Some anatomical and morphological characteristics of the North American species of *Eriochloa* (*Poaceae*: *Paniceae*). — Bot. Gaz., 1981, vol. 142, N 4, p. 334—344. — *Shomer-Ilau A.*, *Neumann-Ganmore R.*, *Waisel J.* Biochemical specialization of photosynthetic cell layers and carbon flow paths in *Suaeda monica*. — Plant Physiol., 1979, vol. 64, N 6, p. 758—765. — *Smith B. N.*, *Turner B. L.* Distribution of kranz syndrome among the *Asteraceae*. — Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 4, p. 541—545. — *Winter K.* $C_4$ plants of high biomass in arid regions of Asia — occurrence of $C_4$ photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the Middle East and USSR. — Oecologia, 1981, vol. 48, N 1, p. 100—106. — *Zalenskii O. V.*, *Glagoleva T. A.* Pathway of carbon metabolism in halophytic desert species from *Chenopodiaceae*. — Photosynthetica, 1981, vol. 15, N 2, p. 244—255.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 I 1985.

---

S U M M A R Y

Variation in kranz-anatomy of leaves of Gobi and Karakum plants was studied. Two genera structural types — normal and inverted kranz-types, differing in sign and value of plastid differentiation are considered on the material of the species in the families *Chenopodiaceae* and *Poaceae*. A detailed cytological characteristics of these types is compiled. Relation with classification of the kranz-types by Carolin e. a. (1973, 1975) is shown for these families. Quantitative evaluation of plastid and mitochondria differentiation in mesophyll layers for 15 species of the *Chenopodiaceae* and 7 *Poaceae* species is given.

---

УДК 581.55 : 630.187

Р. К. Квачакидзе

# О НЕКОТОРЫХ АСПЕКТАХ КЛАССИФИКАЦИИ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ГРУЗИИ

R. K. KVACHAKIDZE. ON SOME ASPECTS OF CLASSIFICATION OF MOUNTAIN FORESTS OF GEORGIA

Структура ассоциаций горных лесов Грузии в пределах обширного географического (вертикального, горизонтального) ареала подвергается значительному изменению, что дает основание для выделения в них высотно-климатогенных, регионально-климатогенных и эдафогенных субассоциаций. Обсуждается вопрос отражения в классификации горных лесов особенностей генезиса, формирования и сукцессионных смен фитоценозов.

Горные леса Грузии в геоботаническом и лесоводственном отношениях изучены довольно хорошо. Известны характер пространственного (вертикального, горизонтального, экспозиционного) распределения лесов, общие закономерности формирования и современной динамики лесных формаций, типологический состав, биоэкологические особенности лесообразующих видов. Главные зональные формации — буковые (*Fagus orientalis* Lipsky), каштановые (*Castanea sativa* Mill.), дубовые (*Quercus iberica* Stev.), пихтовые (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach), еловые (*Picea orientalis* (L.) Link.), березовые (*Betula litwinowii* Doluch.) леса, выполняющие чрезвычайно важные почвозащитные и водоохранные функции на горных склонах, изучены лучше других как в теоретическом, так и прикладном отношениях. Опубликовано довольно много монографий, в которых изложены результаты изучения отдельных формаций горных лесов в обширном ареале, а также региональных исследований. В ряде публикаций поставлены и решены многие актуальные теоретические вопросы лесной геоботаники (Долуханов, 1957, 1959; Махатадзе, 1962, 1965; Гулисашвили, 1964, и др.).

Геоботанические, в частности лесотипологические, исследования в Грузии проводились и проводятся в настоящее время в соответствии с принятыми в советской геоботанике методами, изложенными в специальных методических и геоботанических изданиях общего плана (Лавренко, 1959; Сукачев, Зонн, 1961; Александрова, 1969; Василевич, 1969, и др.). Основная таксономическая единица растительности — ассоциация — понимается при этом как тип фитоценоза (лесная ассоциация=тип лесного фитоценоза). В Грузии, как и в других республиках Советского Союза, в последние десятилетия наблюдается тенденция более широкого применения критериев биогеоценологической классификации растительности (Сукачев, 1964; Рысин, 1980) при выделении и диагностике основного таксона лесного покрова — лесной ассоциации, в частности больше внимания уделяется признакам среды (условиям местообитания), биологической продуктивности и динамике фитоценозов.

Как известно, проведение лесотипологических исследований в сложных горных условиях, где в связи с резким изменением высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склонов также быстро и существенным образом меняются лесорастительные условия (температурный режим воздуха и почвы, влажность и плодородие почвогрунтов), — нелегкая задача. В горах Грузии эта задача усложняется из-за значительных региональных различий климата, что обусловлено положением территории в нескольких климатических зонах и ее сложной

орографией. Климат гор Колхиды (Западная Грузия) испытывает заметные влияния морских воздушных масс, ввиду чего он влажный и мягкий. Климат горной территории Восточной Грузии более сухой и континентальный, особенно на нижней ступени горно-лесного пояса (до 900—1000 м над ур. м., пояс дубовых лесов из *Quercus iberica*). В связи с этим влажность почвогрунтов в Колхиде в общем более высокая, чем в Восточной Грузии. Значительно различаются по климатическим условиям (особенно по влажности и температурному режиму) в связи с местными орографическими особенностями и отдельные водосборные бассейны гор Большого и Малого Кавказа.

При классификации горных лесов, кроме большой пестроты лесорастительных условий, несомненно, следует учитывать и современное состояние растительности. Девственных лесов, а также лесов, не испытывающих сильного антропогенного влияния и поэтому сохранивших более или менее естественный вид, осталось мало. Они уцелели в основном в верхней части лесного пояса, в труднодоступных ущельях и в заповедниках. Подавляющее большинство горных лесов Грузии давно является объектом хозяйственной деятельности, поэтому фитоценозы в них в той или иной степени нарушены. Значительная часть этих лесов, которая в прошлом испытывала особенно сильное влияние человека (в том числе и сплошные рубки на больших площадях), пока не полностью восстановлена, в частности их полнота, сомкнутость полога и производительность заметно ниже потенциальных, древостои не сбалансированы по возрасту. Подобная картина особенно часто наблюдается в нижней части лесного пояса и в субальпийском поясе, вблизи горных населенных пунктов и летних стойбищ скотоводов, вдоль автомобильных и тракторных дорог, т. е. на участках, где лесная растительность наиболее сильно испытывала антропогенное влияние (рубки, пожары, пастьба домашних животных).

Классификация лесной растительности при подобных обстоятельствах чрезвычайно трудна и требует от исследователя большого практического опыта. Геоботаник нередко сталкивается с вопросами, по которым пока еще нет единого мнения исследователей, в частности такими, как объем ассоциации, пределы варьирования ее диагностических признаков, отражение в классификации растительности генезиса, особенностей формирования и сукцессионных смен фитоценозов.

Различное понимание основной таксономической единицы растительности — ассоциации, как известно, берет начало из определения ассоциации, установленного решением 6-го Международного ботанического конгресса (Брюссель, 1910 г.). В нашей стране наибольшее распространение получило понимание ассоциации в широком смысле. Оно опирается на состав доминантных и характерных видов, определяющих структуру и энергетическую роль сообщества (Лавренко, 1982). Состав и количественное соотношение доминантных и характерных видов естественных фитоценозов, сформировавшихся в процессе экотопического и ценотического отбора растений в течение длительного периода, несомненно, наиболее четко отражают условия среды обитания, как общие, так и преобразованные самой растительностью, и поэтому мы вправе придавать им наибольшее значение в систематике фитоценозов, в частности при выделении основной единицы растительности — ассоциации.

Состав ассоциаций (типов леса) горных лесов Грузии, выделенных аналогичным подходом, довольно разнообразный. Различия между ассоциациями существенны и по их экологической амплитуде. В типологическом составе горных лесов можно выделить группы ассоциаций со сравнительно узкой и сравнительно широкой экологическими амплитудами.

Лесные ассоциации с узкой экологической амплитудой имеют обычно ограниченное географическое распространение. Они приурочены к тем или иным регионам горной территории или к той или иной высотной ступени лесного и субальпийского поясов. К ассоциациям этой эколого-географической группы относится большинство ассоциаций ряда реликтовых и локально-эндемичных формаций (каштановые леса, дубовые леса из *Quercus hartwissiana* Stev.), а также ассоциации высокогорных формаций (дубовые леса из *Q. macranthera* Fisch. et Mey., кленовые из *Acer trautvetteri* Medw., березовые леса из *Betula litwinowii*, рябиновые из *Sorbus caucasigena* Kom. et Gatsch.=*S. aucuparia* L.).

К ним же следует отнести и ассоциации с ограниченным вертикальным распространением буковых, дубовых из *Quercus iberica*, пихтовых, еловых и сосновых лесов.

Группа лесных ассоциаций с широкой экологической амплитудой довольно многочисленна. Среди них прежде всего следует отметить ассоциации с широким вертикальным распространением. В их числе много ассоциаций ведущих формаций горных лесов Грузии, в частности из серий (по: Соколов, 1936) laurocerasosa (букняк, пихтарник), pontico-rhododendrosa (букняк, пихтарник, ельник), azaleosa (букняк, ельник, сосняк), corylosa (сосняк), arctostaphylosa (букняк, пихтарник, буково-пихтовый лес), viburnosa (букняк), rubosa (букняк), asperulosa (букняк), oxalidosa (пихтарник), trachystemonosa (букняк), festucosa (букняк, пихтарник, буково-пихтовый лес), brachypodiosa (сосняк), poosa (сосняк), filicosa (букняк, пихтарник). Отмеченные лесные ассоциации в горах Грузии (Большой Кавказ, горы Малого Кавказа) охватывают гипсометрический ареал 800—1500 м по вертикали, включая несколько высотных ступеней лесного и субальпийского поясов. Довольно широкий гипсометрический ареал (500—1000 м) имеют некоторые ассоциации дубовых лесов из *Quercus iberica* (из серий corylosa, azaleosa, lathyrosa, poosa, caricosa) и *Q. macranthera* (из серий corylosa, calamagrostidosa, graminoso-mixtoherbosa), грабовых (из серии festucosa), березовых из *Betula litwinowii* (из серий caucasico-rhododendrosa, calamagrostidosa, graminoso-mixtoherbosa). Подавляющее большинство лесных ассоциаций, за исключением колхидских (буковых, пихтовых и еловых лесов с колхидскими вечнозеленым подлеском и травяным покровом), а также наиболее сухих дубовых лесов из *Quercus iberica*, имеют и широкий горизонтальный ареал в климатически различных частях Грузии.

Детальное исследование отдельных ассоциаций горных лесов Грузии по всему географическому ареалу с целью установления экологического ареала ассоциаций и пределов варьирования их диагностических признаков еще не проводилось. Однако в обширной геоботанической и лесоводственной литературе много весьма ценных материалов, освещающих экологические особенности, состав, структуру, продуктивность и динамику лесных ассоциаций. Ряд публикаций содержит и информацию об изменении ценотической структуры и продуктивности лесных сообществ в связи с вертикальной и горизонтальной зональностью природных условий (Поварницын, 1931, 1936; Долуханов, 1938, 1962; Махатадзе, 1962, 1965; Гулисашвили, 1964; Квачакидзе, 1979а, и др.).

Наши многолетние наблюдения в горных лесах Грузии и анализ литературы показывают, что у каждой ассоциации в рамках одной лесной формации есть довольно хорошо выраженные и стабильные экологические черты и географические границы, что в основном обусловлено такими же стабильными экологическими особенностями главных ценотипов (доминантных видов) ассоциаций. Особенно четко выражено отношение лесных ассоциаций к почвенно-грунтовой влажности. Эта особенность экологии лесных ассоциаций в основном обусловливает закономерности их пространственного размещения, приуроченность ассоциаций к тем или иным формам рельефа, определенной экспозиции и крутизне склонов и т. д. Сходные условия почвенно-грунтовой влажности в горных ущельях Грузии нередко создаются в большом диапазоне абсолютной высоты, что в сочетании с другими условиями почвогрунтов (относительное постоянство почвообразующей горной породы, генетического типа, механического состава и общей мощности почвы на большом протяжении) обусловливают широкое вертикальное распространение ряда лесных ассоциаций. В этом, несомненно, главную роль играет широкая экологическая амплитуда ассоциаций по одному из главных прямодействующих факторов — температурному режиму среды. Доминантные виды и основное ядро характерных видов ассоциаций с широким вертикальным ареалом, среди которых есть и представители колхидской лесной флоры, приспособлены к существованию в резко отличных по температурному режиму условиях (по среднегодовой температуре воздуха, сумме активных температур, крайним отрицательным и положительным температурам и т. д.).

Широкий экологический ареал ряда ассоциаций горных лесов Грузии (прежде всего буковых, пихтовых и еловых лесов) в значительной мере обуслов-

лен высокой средообразующей способностью их главных ценотипов, которые могут сильно и единообразно трансформировать условия среды и создавать благоприятные для себя условия в местах, не совсем подходящих для их развития (конвергенция условий местопроизрастания: Васильев, 1935). В ассоциациях, где лесообразующий вид — сравнительно слабый эдификатор, эту функцию нередко выполняет субэдификаторная синузия (дубняк с подлеском из *Carpinus orientalis* Mill., березняк с подлеском из *Rhododendron caucasicum* Pall., кленовник с покровом из высокотравья и др.).

Экологический ареал ассоциации и основные его особенности (общий объем, главные характерные экологические черты, лимитирующие экологические факторы и т. д.), как известно, определяют общий вид, структуру, динамику и биологическую продуктивность фитоценозов ассоциации. Исследования, проведенные нами в различных регионах горной территории Грузии, и анализ геоботанической литературы показывают, что сравнительно высока однородность структуры (соответственно мала амплитуда варьирования диагностических признаков) у лесных ассоциаций с узким экологическим ареалом. Таких ассоциаций, как отмечено выше, довольно много в высокогорных лесах Грузии (дубняки из *Quercus macranthera*, березняки из *Betula litwinowii*, кленовники из *Acer trautvetteri*, рябинники из *Sorbus caucasigena*) и в лесах нижних ступеней лесного пояса (дубовые леса из *Quercus iberica* и *Q. hartwissiana*, каштановые леса). Реже они представлены в лесных формациях с широким вертикальным распространением (горные сосняки, букняки, пихтарники, ельники).

Совершенно иная картина в лесных ассоциациях с широким экологическим ареалом. Их диагностические признаки варьируют в довольно значительных пределах. Для примера возьмем ассоциацию горного букового леса — букняк с подлеском из кавказской черники (Fagetum arctostaphylosum: *Fagus orientalis*, *Vaccinium arctostaphylos* L.). Ниже приведена ее краткая характеристика.

Ассоциация типично колхидская, в современном распространении связана с горами Колхиды (Западная Грузия) в интервале 1000—2200 м над ур. м. За пределами Колхиды встречается спорадически, преимущественно в виде малых участков и фрагментов (Большой Кавказ, Триалетский хребет), в интервале 1150—2000 м над ур. м. Приурочена к местообитаниям со свежими и суховатыми почвами. Почва бурая лесная, суглинистая, скелетная, преимущественно средней мощности (30—60 см). В наиболее влажных регионах ареала приурочена к склонам южной экспозиции, в менее влажных — большей частью к северным склонам. Объединяет в основном прямоствольные буковые древостои, реже (в субальпийском поясе) — и фитоценозы букового криволесья. Древостой монодоминантный, в верхней ступени лесного пояса и в субальпийском поясе в нем имеется примесь *Abies nordmanniana*, *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*. Общая сомкнутость полога 0.6—0.8 (пределы варьирования от 0.5 до 0.9). Производительность древостоев от II до V классов бонитета. Возобновление в основном семенное, слабое, нередко плохое, в субальпийской части ареала вегетативное. В кустарниковом ярусе (в подлеске) доминирует *Vaccinium arctostaphylos*. Общее проективное покрытие яруса от 50 до 80, в более разреженных участках леса и в окнах — 70—80 %. Общая высота кустарникового яруса 120—170 см. В нем из характерных видов отмечаются *Lonicera caucasica* Pall., *Rhododendron luteum* Sweet, *Viburnum orientale* Pall. Травяной покров развит слабо, из характерных видов встречаются *Calamintha grandiflora* (L.) Moench, *Dentaria bulbifera* L., *Festuca drymeja* Mert. et Koch, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Oxalis acetosella* L., *Paris incompleta* Bieb., *Rubus hirtus* Waldst. et Kit. и др. Ценотическая роль этих видов низка (проективное покрытие каждого из них не превышает 2 %). Ассоциация коренная, стабильная, сокращение ареала без вмешательства человека не происходит.

Приведенный диагноз дает представление о флористическом составе, структуре, биологической продуктивности и естественном воспроизводстве ассоциации Fagetum arctostaphylosum. Подобные диагнозы служат стандартом при геоботанических исследованиях лесов в отдельных водосборных бассейнах Грузии.

Однако информация, данная в общем диагнозе, не всегда достаточна для научных и практических целей. По усредненным параметрам невозможно су-

дить о структуре ассоциаций на конкретном участке ее ареала, скажем, в том или ином климатическом регионе Грузии, на конкретной высотной ступени гор и т. д. На основе общих диагнозов трудно решать и многие важные лесохозяйственные и природоохранные практические вопросы в сложных и быстро меняющихся пространственно природных условиях гор. Необходимо детализировать диагностику так, чтобы в ней были отражены особенности ассоциации, связанные с местными почвенно-климатическими условиями. Иными словами, нужно показать изменение видового состава, строения и производительности фитоценозов по всему экологическому ареалу ассоциации.

Тщательное изучение отдельных лесных ассоциаций по всему экологическому ареалу является главной задачей геоботанических исследований горных лесов Грузии в ближайшем будущем, в связи с чем необходимо внести ясность в некоторые принципиальные вопросы типологии горных лесов.

Прежде всего следует решить, как более целесообразно обозначать изменение структуры ассоциации в иерархической системе классификации растительности. Нам представляется, что понятия, применяемые для этой цели при типологических исследованиях горных лесов Грузии (климатически, эдафически, высотно-замещающие ассоциации и типы лесов: Поварницын, 1931; Долуханов, 1962; Махатадзе, 1965, и др.), не совсем удачны. Главными критериями для разграничения ассоциаций здесь служат географическое (вертикальное, горизонтальное) распространение лесных фитоценозов и производительность (класс бонитета) древостоя. Такие признаки, как видовой состав и синузиальная структура, фактически игнорируются, вследствие чего лесные фитоценозы с одинаковым (или близким) составом и строением попадают в разные ассоциации. Это вносит путаницу в классификацию горных лесов и затрудняет ведение лесохозяйственных мероприятий на типологической основе.

Мы считаем (Квачакидзе, 1979а), что наиболее приемлемая форма отражения местных особенностей структуры ассоциаций горных лесов — выделение субассоциаций в пределах ассоциации.

Общие принципы и методы выделения субассоциаций в ассоциации разработаны довольно хорошо (Александрова, 1969, 1982, и др.). Тем не менее в горах Грузии с пестрыми и быстро пространственно меняющимися природными условиями и растительностью при выделении субассоциаций требуется особенно осторожный и комплексный подход. Высокая средообразующая способность многих лесных эдификаторов и субэдификаторов, неодинаковые климатические градиенты (особенно по атмосферным осадкам) и другие специфические черты экосистем ставят исследователя перед необходимостью в каждом конкретном случае оценить те или иные ведущие критерии, определить роль каждого из них.

При выделении субассоциаций горных лесов прежде всего следует произвести тщательный анализ лесорастительных условий для выявления экологически более или менее однородных участков ареала ассоциации. Последние удобнее выделить по высотным ступеням гор (высотно-климатогенные субассоциации), а в их пределах — по климатически различным регионам (регионально-климатогенные) и экспозициям склонов (эдафогенные). В качестве одного из главных критериев при выделении субассоциаций можно также использовать дифференциальные виды любого яруса, хотя это не всегда удается, особенно в ассоциациях с высокой средообразующей способностью. Важным критерием служит биологическая продуктивность, хорошим показателем которой является класс бонитета древостоя. Однако следует учесть, что в горных условиях бонитет древостоя быстро меняется в зависимости от глубины и скелетности почвы, содержания в ней гумуса и т. д., поэтому не следует строго придерживаться принципа одинаковой производительности древостоев (в пределах не более одного класса бонитета).

Если у лесных ассоциаций в природе в большинстве случаев имеются хорошо выраженные границы, то этого нельзя сказать о субассоциациях. Они, как правило, нерезко разграничены. Однако бывают и исключения: например, при переходе от прямоствольного древостоя к криволесью граница между субассоциациями довольно резкая; то же наблюдается между субассоциациями на известняковых и неизвестняковых субстратах.

В наименовании субассоциаций целесообразно использовать обозначения географического и экологического характера (Долуханов, 1962), которые прибавляются к названию ассоциаций, например subass. Fagetum arctostaphylosum medium, subass. Fagetum arctostaphylosum superius, subass. Fagetum arctostaphylosum subalpinum, subass. Fagetum arctostaphylosum superius colchicum и т. д. Возможно и дальнейшее дробление, например в субальпах Грузии можно выделить 2 субассоциации: subass. Fagetum arctostaphylosum $subalpinum_1$, объединяющую прямоствольные буковые древостои на высоте до 2050—2100 м над ур. м., и subass. Fagetum arctostaphylosum $subalpinum_2$, объединяющую фитоценозы букового криволесья до 2200 м над ур. м.

Выделение субассоциаций в лесных ассоциациях — путь к более углубленному изучению их состава и строения, что необходимо для детальной диагностики. Это, несомненно, будет способствовать расширению информативности классификационных схем разных масштабов и уровней. Лесная субассоциация объединяет лесные фитоценозы с такой степенью однородности структуры, которая вполне удовлетворяет требованиям проектирования всех практических мероприятий в горных лесах. Развитая в биологически равноценных местообитаниях (по климатическим условиям, влажности и плодородию почвы), она в основном соответствует типу лесного биогеоценоза (типу леса, по В. Н. Сукачеву), так как имеющиеся в этих местообитаниях лесные биогеоценозы, маркированные лесными фитоценозами (Сукачев, 1964), характеризуются однотипностью материально-энергетического обмена. Понимание ассоциации как системы из различных субассоциаций дает основу для решения вопроса об объемном соотношении между лесной ассоциацией и типом леса (типом лесного биогеоценоза).

Один из узловых вопросов классификации горных лесов Грузии, по которому до сих пор нет единого мнения, — таксономическое значение динамических процессов лесных ассоциаций. Не решено, в частности, каким образом отразить в фитоценологической классификации генезис фитоценозов, особенности их формирования и сукцессионных смен, большое разнообразие которых наблюдается в горных, особенно в хозяйственных лесах.

Лесной покров горных хребтов Грузии, имеющий длительную историю развития и не испытавший сильного разрушительного влияния четвертичных ледников, до недавнего времени был сложен почти исключительно коренными (зональными) формациями. Производные леса из *Populus tremula* L. и *Betula pendula* Roth составляют не более 1 %. За последние десятилетия в связи с нерациональным хозяйственным использованием горных лесов значительно возросли площади производных лесов не только из *Populus tremula* и *Betula pendula*, но и из *Pinus sosnowskyi* Nakai=*P. kochiana* Klotzsch ex G. Koch, *Carpinus caucasica* Gross., *Acer trautvetteri*. По этой причине заметно расширились ареалы производных лесных сообществ и ассоциаций в пределах коренных лесных формаций.

Наблюдения, проведенные нами в высокогорных лесах Грузии (Квачакидзе, 1979а), показали, что производная лесная ассоциация может формироваться из разных исходных. По составу, структуре и производительности коренные и производные фитоценозы часто сходны, и лишь тщательный анализ флористического состава и почвенного покрова обнаруживает признаки, доказывающие их разное происхождение.

Такую же сложную картину представляют собой и другие варианты формирования лесных фитоценозов. Наши наблюдения (Квачакидзе, 1975, 1979а, и др.) и анализ литературы показывают, что лесные фитоценозы, принадлежащие к одной ассоциации, в разных частях ареала формируются неодинаково. Эти различия несущественны (более или менее сходные возрастные и полнотные стадии и в основном одинаковое время прохождения отдельных стадий), когда дело касается естественных процессов формирования, связанных с онтогенетическим развитием главных ценотипов, а также постепенного восстановления лесов, значительно нарушенных антропогенным влиянием. Более существенны различия в путях формирования длительно-конвергирующих лесных фитоценозов (ассоциаций) различного происхождения (в том числе из другой формации).

Неоднородность экологического ареала ассоциации и значительное расширение его границ путем единообразной трансформации условий среды исключают возможность того, что дальнейшее сукцессионное развитие ассоциации шло в одном (или даже близком) направлении по всему ее ареалу. Для примера рассмотрим ассоциацию букняк с покровом из ясменника (Fagetum asperulosum: *Fagus orientalis*, *Asperula odorata* L.=*Galium odoratum*). Эта, одна из коренных и довольно стабильных ассоциаций буковых лесов Грузии развита в местообитаниях с умеренным почвенно-грунтовым увлажнением, приурочена к склонам восточной и западной экспозиций с наклоном 15—20°, однако встречается и в других орографических условиях. Вертикальный ареал довольно обширный, включает среднюю и верхнюю ступени лесного и нижнюю часть субальпийского поясов. Древостои часто подвергаются выборочным рубкам (в субальпийском поясе — бессистемным рубкам и пастьбе скота), в связи с чем площади ассоциаций в отдельных водосборных бассейнах заметно сокращаются. Дигрессивные смены ассоциации в разных частях ее вертикального ареала происходят по-разному. Чаще всего данная ассоциация в средней части лесного пояса сменяется ассоциацией Fagetum arctostaphylosum (инвазия кавказской черники в фитоценозы ясменникового букняка происходит с соседних участков леса и резко усиливается при разреживании букового древостоя рубками), а в верхней части лесного пояса и в субальпийском поясе — ассоциацией Fagetum altherbosum (и здесь внедрение компонентов высокотравья в ценозы ясменникового букняка связано с чрезмерным разреживанием древостоя). При более интенсивных рубках происходит смена эдификаторов, в частности в первом случае бук *Fagus orientalis* чаще всего сменяется грабом *Carpinus caucasica*, во втором случае — березой Литвинова *Betula litwinowii* или высокогорным кленом *Acer trautvetteri*.

При изучении смен ассоциаций дубняков из *Quercus iberica* и высокогорных лесов, обусловленных главным образом антропогенным влиянием (бессистемные рубки, систематическая пастьба домашних животных в лесу), выяснилось, что дигрессивные смены конкретной ассоциации в разных частях ареала отличаются друг от друга, что зависит главным образом от экологических условий местопроизрастания и характера внешних воздействий (Квачакидзе, Джандиери, 1976; Квачакидзе, 1978, 1979б).

Примеров, иллюстрирующих разнонаправленность сукцессионного развития лесных сообществ, относящихся к одной ассоциации, можно привести множество. В рамках субассоциации при определенном сходстве в дигрессивно-сукцессионных сменах это явление в основном остается в силе. Оно обусловлено тем, что, во-первых, абсолютно сходные местообитания в природе не существуют, во-вторых, есть множество возможностей включения в сукцессионный процесс экологически сходных растений. При антропогенных сукцессиях добавляется и разный характер воздействия человека и домашних животных на растительность.

Из вышеизложенного следует, что при выделении таксономических единиц — ассоциаций и субассоциаций — в горных лесах Грузии практически исключена возможность учитывать особенности генезиса, формирования и сукцессионных смен лесных ценозов. Однако при типологических исследованиях горных лесов динамика фитоценозов должна быть тщательно изучена и соответствующая информация включена в диагностику выделенных таксонов.

## ЛИТЕРАТУРА

*Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Александрова В. Д.* О некоторых аспектах флористической классификации растительности. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1449—1458. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Васильев Я. Я.* Объем понятия «тип леса» и схема классификации типов лесов. — Сов. бот., 1935, № 1, с. 36—63. — *Гулисашвили В. З.* Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М.: Наука, 1964. 327 с. — *Долуханов А. Г.* Геоботанический очерк лесов ущелья р. Чхалты. — Тр. Тбилис. ин-та бот. АН ГССР. Т. 5. Тбилиси: Изд-во груз. фил. АН СССР, 1938, с. 1—103. — *Долуханов А. Г.* О некоторых узловых и дискуссионных вопросах типологии горных лесов. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 8, с. 1157—1171. — *Долуханов А. Г.* Вопросы естественной классификации лесных ценозов. — Тр. Тбилис. ин-та бот. АН ГССР. Т. 20. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1959, с. 289—301. — *Долуханов А. Г.* Влияние высоты над уровнем моря на особенности ценотического состава

буковых лесов в горах Грузии. — Пробл. бот., 1962. Т. 6, с. 232—241. — *Квачакидзе Р. К.* Основные закономерности распространения лесной растительности в бассейне р. Тедзами. — Тр. педагог. ин-тов ГССР. Т. 1, сер. естеств. наук. Тбилиси: Изд-во ТГУ, 1975, с. 211—220. — *Квачакидзе Р. К.* Динамика сосняков ущелья р. Мулхура. — Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 90, № 2, с. 461—464. — *Квачакидзе Р. К.* Высокогорные леса южного склона Большого Кавказа и основные направления их смен. Тбилиси: Мецниереба, 1979а. 217 с. — *Квачакидзе Р. К.* Основные направления смен субальпийской лесной растительности в бассейне р. Арагви. — Тр. Тбилис. ин-та бот. АН ГССР (Ботаника), т. 29, 1979б, с. 70—80. — *Квачакидзе Р. К., Джандиери А. И.* К изучению деградации дубрав из грузинского дуба (*Quercus iberica* Stev.) центральной и западной части Триалетского хребта. — Тр. Тбилис. ин-та бот. АН ГССР (Ботаника), т. 28, 1976, с. 121—129. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 13—75. — *Лавренко Е. М.* Растительные сообщества и их классификация. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 572—580. — *Махатадзе Л. Б.* Типы лесов Триалетского хребта и использование их в лесном хозяйстве. — Тр. Тбилис. ин-та леса, 1962, т. 11, с. 3—44. — *Махатадзе Л. Б.* Типы лесов и смена растительности центральной части Большого Кавказа. — Тр. Тбилис. ин-та леса, 1965, т. 15, с. 3—52. — *Поварницын В. А.* Типы буковых лесов Джалабетского лесного массива Юго-Осетии. — Тр. Совета по изучению производительных сил, сер. Закавказская, вып. 2. Производительные силы Юго-Осетии, сб. 1. Л.: Изд-во АН СССР и ЦИК АО Юго-Осетии, 1931, с. 163—340. — *Поварницын В. А.* Типы лесов Абхазии. — В кн.: Абхазия. Геоботанический и лесоводственный очерк. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 67—155. — *Рысин Л. П.* Концепция биогеоценоза и современная лесная типология. — В кн.: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980, с. 23—38. — *Соколов С. Я.* Определитель наиболее распространенных типов леса Черноморского побережья. — В кн.: Абхазия. Геоботанический и лесоводственный очерк. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 177—202. — *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5—49. — *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса, изд. 2-е. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 8 VI 1983.

---

SUMMARY

Structural and functional organization in the associations of mountain forests of Georgia undergoes a considerable change within the limits of an extensive geographical (vertical, horizontal) areal, which gives grounds for distinguishing subassociations within them, particularly, high-altitude climatogenic, regional — climatogenic, and edaphogenic. When establishing low taxonomic units — associations and subassociations in mountain forests of Georgia, the possibility of considering the peculiarity of genesis, formation and successive changes of forest coenoses is practically excluded. However, they must be reflected in the diagnostics of the established taxa, which is necessary to increase its scientific value and practical significance.

---

УДК 581.132

К. Ф. Старостина

# ФОТОСИНТЕЗ НЕМОРАЛЬНЫХ ТРАВ В ЕЛЬНИКЕ КИСЛИЧНО-ЩИТОВНИКОВОМ

K. F. STAROSTINA. PHOTOSYNTHESIS OF NEMORAL HERBS IN PICEETUM OXALIDOSO-DRYOPTERIDOSUM

Исследованы дневная и сезонная динамика фотосинтеза, его дневная продуктивность, зависимость от важнейших экологических факторов. Обнаружены значительные различия в работе ассимиляционного аппарата популяций неморальных видов трав в еловых и широколиственных лесах. Фотосинтетический аппарат неморальных видов трав, произрастающих в ельниках, в значительной степени перестроился и адаптировался к условиям фитосреды елового леса.

При углубленных фитоценологических исследованиях лесных экосистем возникает необходимость изучения фотосинтеза растений как одного из важнейших процессов их жизнедеятельности. Подобные сведения могут использоваться для решения ряда вопросов синэкологии еловых экосистем: например, для оценки приспособленности растений к совместному существованию с елью и выяснения факторов, влияющих на флористический состав и структуру нижних ярусов.

Фотосинтез неморальных трав еловых сообществ до настоящего времени практически не изучен, и нет данных о ходе этого процесса в природной обстановке непосредственно в условиях их произрастания.

Настоящая статья является продолжением нашей предшествующей работы, посвященной характеристике фотосинтетических свойств бореальных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом (Старостина, 1983). Здесь представлены данные, которые характеризуют особенности фотосинтеза неморальных трав.

Фотосинтез ряда представителей неморального флористического комплекса достаточно подробно изучен в дубравах и хвойно-широколиственных лесах. Для успешного существования трав в этих условиях их фотосинтетический аппарат приспособился к крайне неравномерному распределению важнейших экологических факторов на протяжении вегетационного сезона. Наиболее активно ассимиляционный процесс у неморальных трав осуществляется весной, пока деревья не развернули листву. В этот период освещенность под пологом леса оказывается высокой, растения не испытывают дефицита влаги, так как еще велики ее весенние запасы, а температура уже достигает величин, при которых может осуществляться активный фотосинтез (Hesselman, 1904; Daxer, 1934; Lundegardh, 1957; Löhr, Hansen, 1963; Малкина, 1966; Горышина, 1969, 1971; Митина, 1969, 1981; Morgan, 1971).

В еловых лесах важнейший фактор ассимиляции — свет —мало изменяется в течение года, так как ель является породой вечнозеленой, в связи с чем бореальные кустарнички и травы характеризуются достаточно устойчивым и сравнительно равномерным ходом фотосинтеза на протяжении активного периода вегетации (Старостина, 1983).

## Объекты и методика

Настоящая работа выполнена в подзоне южной тайги в ельнике кислично-щитовниковом на территории Центрально-лесного государственного заповедника (Калининская обл.) и является частью комплексных исследований еловых экосистем, проводимых на лесном стационаре БИН АН СССР.

Ельник кислично-щитовниковый (Piceetum oxalidoso—dryopteridosum) является сравнительно высокопродуктивным типом леса в подзоне южной тайги. Состав его древостоя 8Е 2Ос+Б, общий запас 508 $м^3$/га, средняя высота 28 м, возраст около 90 лет, I класс бонитета. Ярус древостоя характеризуется большой сомкнутостью крон (0.9), что приводит к низкой освещенности в нижних ярусах. Так, в пасмурные дни освещенность на поверхности почвы вне полога трав составляет 6 % от освещенности открытого места, а в ясные безоблачные дни — 3—4. Подлесок имеет групповое распределение и состоит в основном из рябины обыкновенной *Sorbus aucuparia* L. высотой от 0.7 до 2.5 м.

В структуре травяно-кустарничкового яруса доминирующее положение занимает кислично-щитовниковая синузия. Она имеет хорошо развитый подъярус из щитовника австрийского *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woinar с проективным покрытием почвы от 50 до 85 % и разреженный подъярус из кислицы *Oxalis acetosella* L., майника двулистного *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, седмичника европейского *Trientalis europaea* L., звездчатки дубравной *Stellaria nemorosum* L., иногда мелких папоротников *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. и *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss. Близкая синузия малиново-кислично-щитовниковая отличается от предшествующей участием малины *Rubus idaeus* L. в верхнем подъярусе. Значительную площадь занимает таежно-мелкотравная синузия с доминированием кислицы обыкновенной, майника двулистного, с примесью седмичника европейского, линнеи северной *Linnaea borealis* L. и некоторых других видов растений. Проективное покрытие растений составляет 60—95 %. Синузии из неморальных видов трав представлены в основном овсяницей лесной *Festuca altissima* All., звездчаткой дубравной, снытью обыкновенной *Aegopodium podagraria* L., ясменником душистым *Asperula odorata* L. Синузия черники *Vaccinium myrtillus* L. занимает небольшую площадь, проективное покрытие почвы черникой в ней составляет от 30 до 50 %; содоминантами черники являются представители таежного мелкотравья и популяции самых разнообразных видов растений, проективное покрытие у них составляет 25—40 %. На сгнивших стволах деревьев и старых пнях развивается кислично-зеленомошная синузия.

Фотосинтез неморальных трав изучали на примере трех видов — сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria*, медуницы неясной *Pulmonaria obscura* Dum. и овсяницы лесной *Festuca altissima* — и измеряли в основном на не отделенных от растений листьях непосредственно на месте их произрастания под пологом леса; лишь небольшая часть световых кривых была получена на срезанных листьях в лаборатории. Регистрацию видимого фотосинтеза производили на газоанализаторе ОА 5501 по изменению содержания углекислоты в ассимиляционной камере, включенной по типу открытой системы. Температуру листа в камере измеряли микроэлектротермометром АФНИИ. Освещенность определяли люксметром Ю-16, фотоэлемент которого был снабжен светонепроницаемой шторкой с дистанционным управлением. Шторка открывалась лишь в момент измерения освещенности, что позволило избежать светоутомления фотоэлемента и занижения показаний люксметра в зоне солнечных бликов. При исследовании дневного хода фотосинтеза регистрация показаний осуществлялась непрерывно в течение дня с интервалом в 2 мин. Расчет фотосинтеза производили на ассимилирующую площадь поверхности листа и выражали в мг $CO_2/дм^2 \cdot ч$.

## Результаты исследования и их обсуждение

Анализ дневного хода фотосинтеза неморальных трав показывает, что процесс ассимиляции у них осуществляется с неодинаковой интенсивностью не только на протяжении дня, но и в течение небольших промежутков времени, что придает кривой пилообразную форму (рис. 1—3). Подобная форма кривой

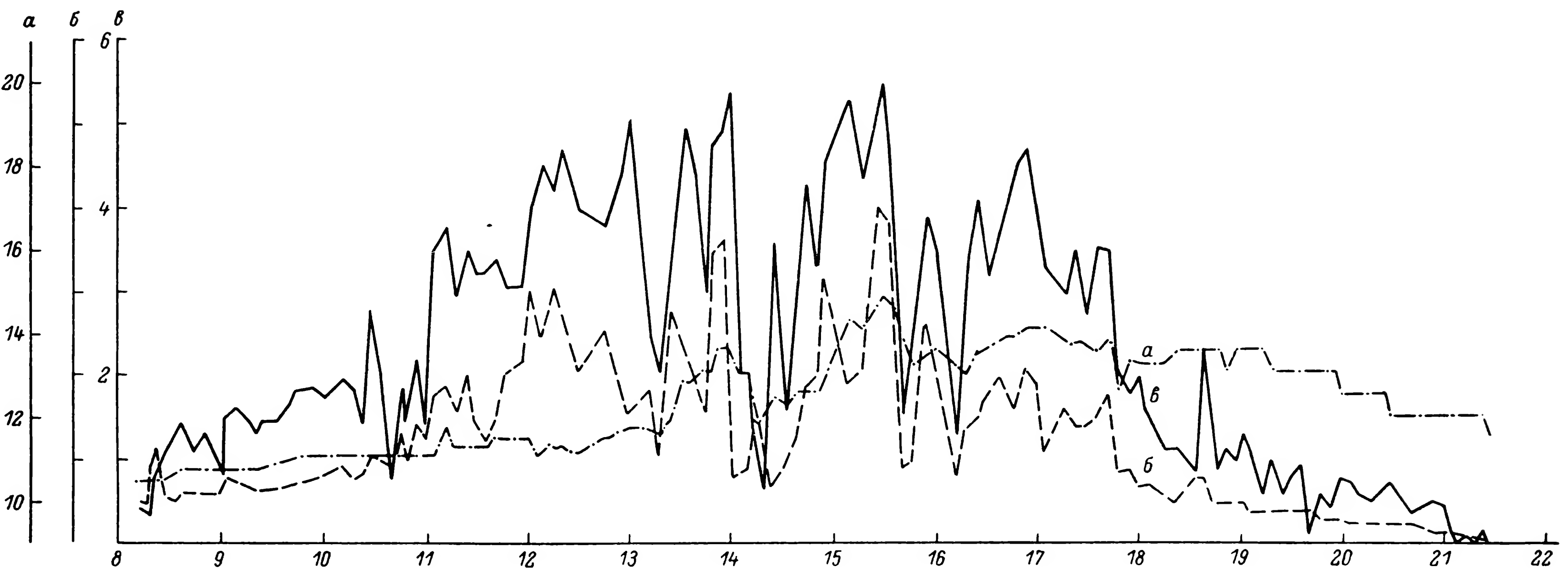



Рис. 1. Дневной ход фотосинтеза *Pulmonaria obscura.*

*По оси абсцисс* — время суток, ч; *по оси ординат*: *а* — температура, °С; *б* — освещенность, тыс. лк; *в* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2$/дм²·ч

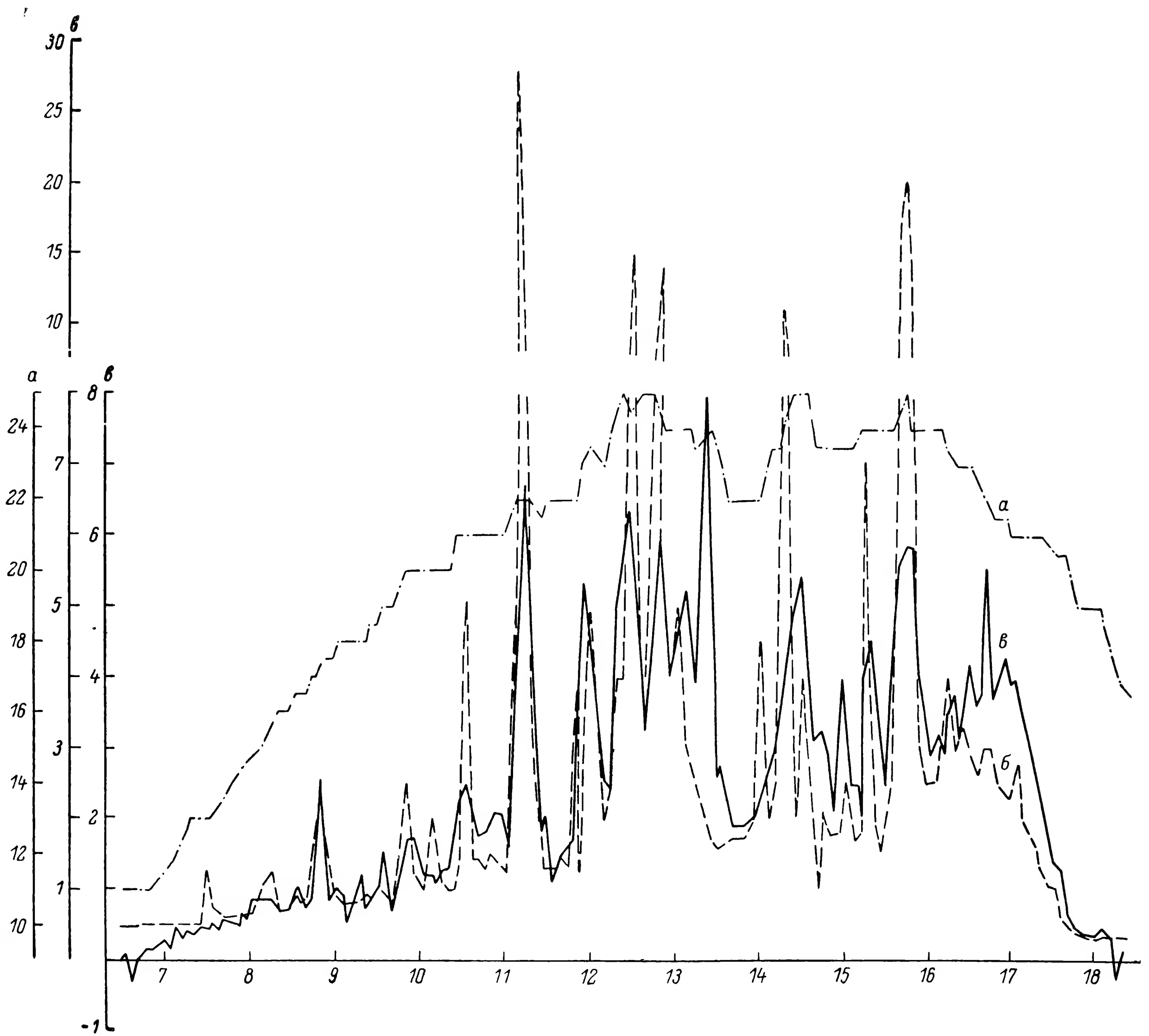



Рис. 2. Дневной ход фотосинтеза *Aegopodium podagraria*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

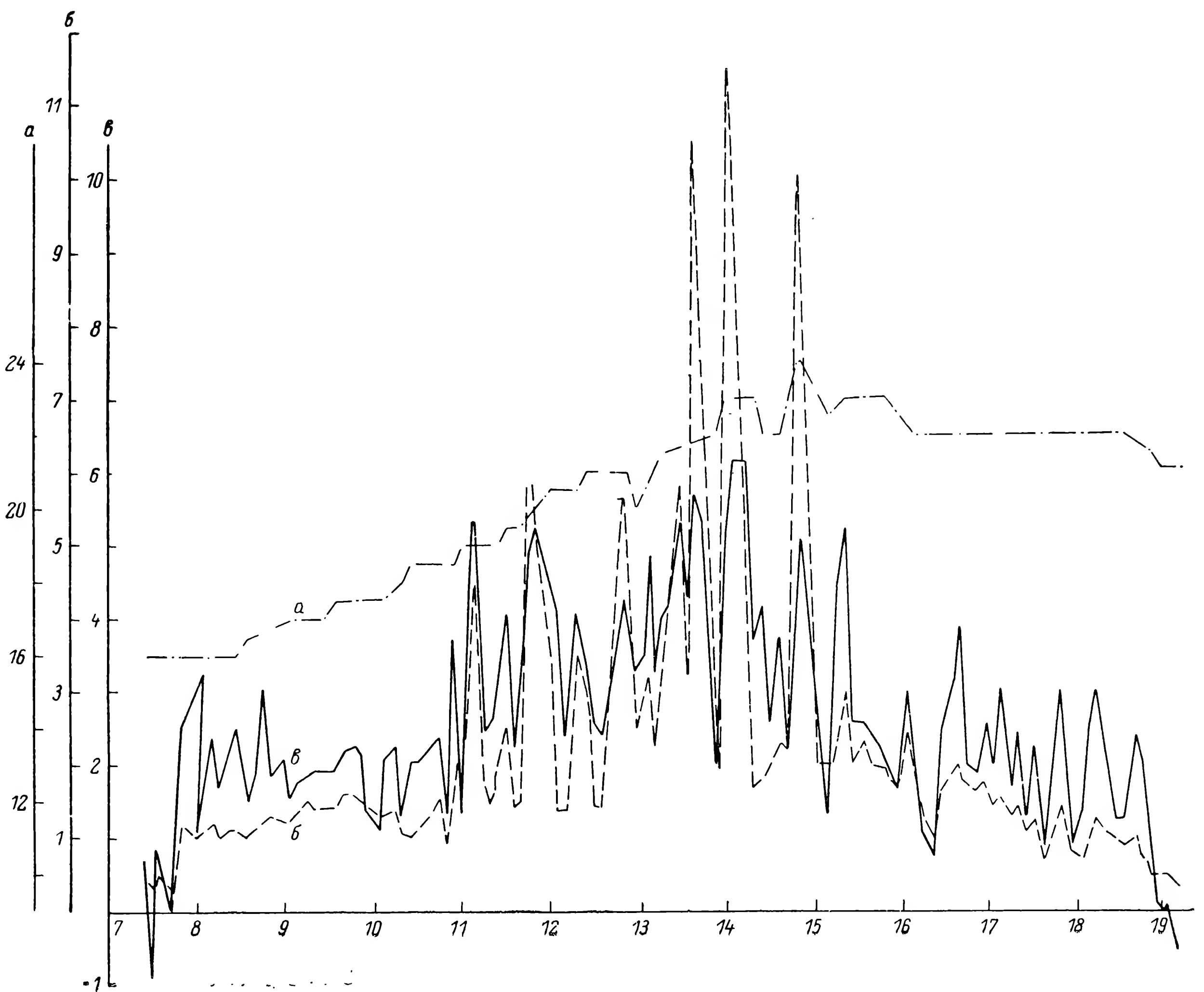



Рис. 3. Дневной ход фотосинтеза *Festuca altissima*.

Обозначения те же, что и на рис. 1,

обусловлена подвижным режимом факторов среды, в большой степени трансформированных ярусом эдифицирующей синузии.

Наиболее тесную связь интенсивность фотосинтеза в течение дня имеет с интенсивностью радиации под пологом леса. Обычно при изменении напряженности радиации меняется и интенсивность фотосинтеза неморальных видов трав. Однако при анализе сопряженности дневного хода фотосинтеза и освещенности в течение дня можно видеть (например, в интервале между 11 и 15 ч на рис. 1), что подъем фотосинтеза несколько отстает от увеличения освещенности. Хотя в данной работе мы специально не рассматриваем эту сторону фотосинтетической деятельности лесных трав, однако заметим, что указанный факт является проявлением одной из особенностей работы фотосинтетического аппарата изучаемых растений. Оказалось, что травянистые растения ельников в отличие от основного эдификатора — ели — при резком изменении уровня освещенности не в состоянии сразу достигнуть стационарного уровня фотосинтеза; для его достижения требуется определенное время (Катрушенко, Старостина, 1977), т. е. эти растения обладают пониженной лабильностью фотосинтетической реакции. У бореальных видов лабильность фотосинтетической реакции низкая, у неморальных видов она несколько выше, но не настолько, чтобы полностью усваивать энергию солнечных бликов.

ТАБЛИЦА 1

Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры

| Температура, °C | Интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2$/дм$^2$ · ч |
|---|---|
| 5 | 4.3 |
| 10 | 6.2 |
| 15 | 7.1 |
| 18 | 7.4 |
| 20 | 7.3 |
| 22 | 6.8 |
| 25 | 6.2 |

Примечание. Измерения выполнены при освещенности 18 тыс. лк.

Температура воздуха, имеющая большое значение в сезонной динамике фотосинтеза, в дневном его ходе если и оказывает некоторое влияние, то лишь в моменты воздействия ярких солнечных бликов, когда резко повышается и освещенность. В целом интенсивность фотосинтеза растений еловых сообществ осуществляется при достаточно умеренной температуре. Так, например, уже при температуре 5 °C интенсивность видимого фотосинтеза *Pulmonaria obscura* составляет более половины, а при 10° — 83 % максимальной величины (табл. 1). Оптимальная температура фотосинтеза медуницы неясной обнаружена при 18°; изменение температуры от 15 до 22° слабо сказывается на величине газообмена. Близкие результаты были получены и для весенних листьев сныти обыкновенной, у которых наиболее высокие показатели фотосинтеза отмечены в интервале температур 15—18°.

Сопоставляя данные газообмена с температурным режимом под пологом ельника кислично-щитовникового, можно заметить, что популяции неморальных трав хорошо приспособлены к температурному режиму, который обычно наблюдается на протяжении активного периода вегетации. В качестве примера проанализируем с этой точки зрения дневные ходы фотосинтеза медуницы неясной и сныти обыкновенной (рис. 1, 2). Если длительность периода дневного фотосинтеза принять за 100 %, то можно вычислить, какая часть этого срока приходится на ту или иную температуру, в том числе и оптимальную для процесса ассимиляции. Под оптимальной температурой здесь принят тот ее интервал, в котором интенсивность фотосинтеза составляет не менее 90 % максимальной его величины (Лархер, 1978). Анализируя таким образом дневной ход фотосинтеза медуницы неясной и сныти обыкновенной, можно видеть, что процесс ассимиляции в течение 60—70 % времени у них осуществляется при оптимальной температуре $T_{опт}$ (рис. 4).

Этот пример наглядно показывает, что, во-первых, в разгар вегетации температура, как правило, не лимитирует фотосинтетического газообмена растений, и, во-вторых, травянистые растения еловых фитоценозов приспособлены к температурному режиму, который создает эдифицирующая синузия ели.

Переходя к вопросу о влиянии углекислоты, отметим, что, согласно нашим наблюдениям, концентрация $CO_2$ в приземном слое воздуха в ельнике кислично-

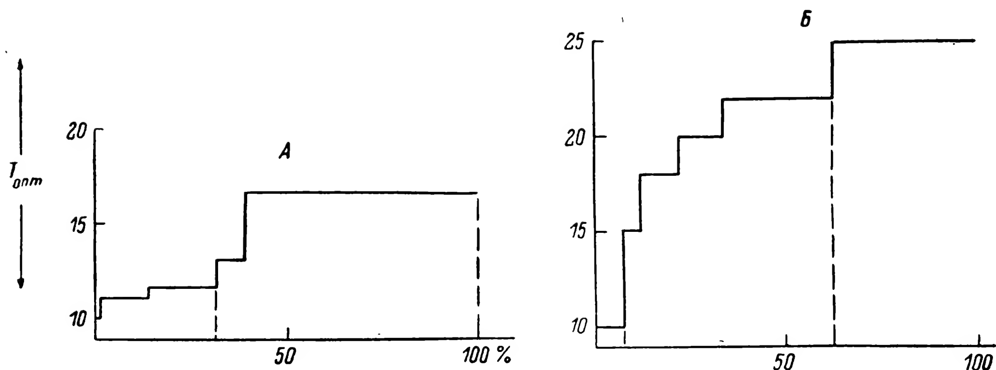



Рис. 4. Продолжительность фотосинтеза *Pulmonaria obscura* (*A*) и *Aegopodium podagraria* (*Б*) в течение дня при разной температуре.

*По оси абсцисс* — длительность (% от периода измерения) фотосинтеза при данной температуре; *по оси ординат* — температура, °С.

щитовниковом в течение дня изменяется на 8—35 %. Так как при естественной концентрации углекислоты наблюдается почти прямая зависимость интенсивности фотосинтеза от ее содержания в воздухе (Lundegardh, 1957; Вознесенский и др., 1965), то кажется очевидным, что процесс ассимиляции изучаемых трав должен находиться в тесной зависимости от концентрации $CO_2$. Однако в природной обстановке совместное воздействие многих факторов значительно видоизменяет специфику влияния каждого из них. В ельнике кислично-щитовниковом ведущим фактором для фотосинтеза трав является свет, что значительно нивелирует влияние углекислоты на этот процесс. Так, в середине дня, когда происходит снижение концентрации углекислоты в приземном слое воздуха, но интенсивность радиации оказывается наиболее высокой, можно наблюдать наибольшие величины интенсивности фотосинтеза и, напротив, в утренние и вечерние часы, когда концентрация углекислоты повышается, фотосинтез травянистых растений подавлен из-за низкой освещенности под пологом леса.

В связи с этим дневной ход фотосинтеза неморальных трав в сильной степени зависит от типа погоды. Наиболее активно процесс ассимиляции углекислоты осуществляется в предполуденные и полуденные часы ясных безоблачных дней и при переменной облачности. В период ярких и устойчивых солнечных бликов интенсивность фотосинтеза у изучаемых видов растений достигает предельно высоких величин (6—8 мг $CO_2$/дм$^2$·ч) (рис. 1—3). Величина фотосинтеза с 10 до 18 ч у различных видов трав колеблется от 2.5 до 3.3 мг $CO_2$/дм$^2$·ч, а дневная продуктивность фотосинтеза соответственно равна 20—26 мг/дм$^2$ (табл. 2). В пасмурные дни среднечасовая интенсивность падает до 2 мг/дм$^2$·ч, что приводит к сокращению дневной продуктивности неморальных трав до 17 мг/дм$^2$.

Судя по форме световых кривых (рис. 5), неморальные травы являются типичными теневыносливыми растениями (Любименко, 1906; Lundegardh,

ТАБЛИЦА 2

Некоторые показатели фотосинтеза неморальных трав в ельнике кислично-щитовниковом

| Вид | Среднедневная интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2$/дм$^2$ · ч | Дневная продуктивность фотосинтеза, мг $CO_2$/дм$^2$ | Уровень плато светового насыщения, мг $CO_2$/дм$^2$ · ч | Световое насыщение фотосинтеза, тыс. лк |
|---|---|---|---|---|
| *Pulmonaria obscura* | 3.3 (3.1—3.5) | 26.1 (25.1—28.1) | 9.0 (8.7—10.5) / 5.5 (5.1—5.6) | 18 / 5 |
| *Aegopodium podagraria* | 2.6 (2.2—3.1) | 20.9 (17.4—25.0) | 7.0 (6.3—7.8) | 16—18 |
| *Festuca altissima* | 2.5 (2.1—2.9) | 20.2 (17.6—23.6) | 7.0 (6.5—7.3) | 6—7 |

Примечание. В числителе даются показатели для весенних листьев медуницы неясной с генеративных побегов, в знаменателе — для листьев вегетативных побегов; в скобках — диапазон колебаний.

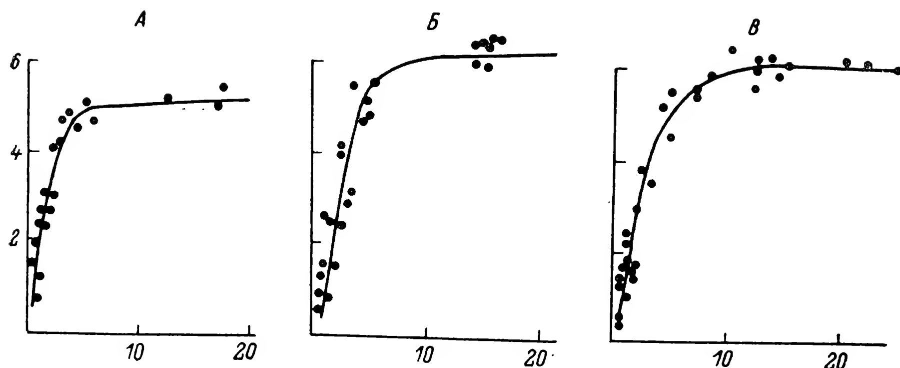



Рис. 5. Световые кривые фотосинтеза неморальных трав.

*По оси абсцисс* — освещенность, тыс. лк; *по оси ординат* — фотосинтез, мг $CO_2$/дм²·ч. *А* — *Pulmonaria obscura*, *Б* — *Aegopodium podagraria*, *В* — *Festuca altissima*.

1957; Цельникер, 1968), но по сравнению с растениями бореального флористического комплекса (Старостина, 1983) имеют несколько более высокую максимальную интенсивность фотосинтеза, а некоторые виды (медуница неясная, сныть обыкновенная) — более высокий уровень светового насыщения фотосинтеза весенних листьев.

Видовая специфика газообмена наиболее четко проявляется в сезонной динамике фотосинтеза (табл. 3). Так, у медуницы неясной ассимиляционный процесс начинается довольно рано — в начале третьей декады апреля или первой декады мая. В годы с холодной и затяжной весной эти сроки могут быть сдвинуты на вторую декаду мая, как это наблюдалось в 1976 г.

ТАБЛИЦА 3

Сезонные изменения интенсивности (мг $CO_2$/дм²·ч) и светового насыщения (тыс. лк) видимого фотосинтеза неморальных трав

| Месяц | Декада | *Aegopodium podagraria* | | *Pulmonaria obscura* | | *Festuca altissima* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | интенсивность фотосинтеза | световое насыщение | интенсивность фотосинтеза | световое насыщение | интенсивность фотосинтеза | световое насыщение |
| Май | I | 2 | 12 | 9 | 18 | — | — |
| | III | 7 | 18 | — | — | 1.5 | 3 |
| Июнь | I | 6.7 | 16 | 6.8/3.9 | 16/7—8 | 4.7 | 6 |
| | III | 6.2 | 8 | — | — | 7.0 | 8—10 |
| Июль | I | — | — | 5.6 | 5 | — | — |
| | II | — | — | 5.1 | 5 | 6.5 | 12 |
| | III | 5.0 | 6 | — | — | 6.5 | 12 |
| Август | I | 4.7 | 6 | 5.0 | 5 | 6.1 | 12 |
| | III | — | — | — | — | 6.1 | 10 |
| Сентябрь | I | — | — | 2.7 | 5 | — | — |
| | II | — | — | — | — | 2.8 | 8 |
| | III | 2.7 | 6 | 2.7 | 5—6 | 2.3 | 6 |

Примечание. В числителе даются показатели для весенних листьев медуницы с генеративных побегов, в знаменателе — для молодых листьев с вегетативных побегов.

Наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза (9 мг $CO_2$/дм²·ч) характеризуются весенние листья генеративных побегов, световое насыщение у которых наступает при повышенных значениях освещенности — 18 тыс. лк. Одновременно с цветением у медуницы неясной начинают развиваться летние листья на вегетативных побегах, обнаруживающие сначала довольно невысокие величины положительного газообмена. Например, в первых числах июня интен-

сивность фотосинтеза летних листьев составила 3.9, весенних — 6.8 мг $CO_2$/дм$^2$·ч, причем ассимиляционный аппарат летних листьев проявляет более теневые черты по сравнению с весенними при одновременном измерении, световое насыщение летних листьев в 2 раза ниже (7—8 тыс. лк), чем у весенних листьев (16 тыс. лк.). По мере старения генеративных побегов и весенних листьев их ассимиляционная деятельность сокращается, а у летних листьев возрастает и примерно в середине—конце июня достигает 5.0—5.5 мг $CO_2$/дм. Такая величина фотосинтеза удерживается на протяжении 2—2.5 месяца при довольно стабильной и невысокой величине светового насыщения около 5 тыс. лк. Таким образом, у медуницы неясной листья летней генерации характеризуются исключительно высокой теневыносливостью, в то время как весенние листья обладают более светолюбивыми чертами.

Сезонный ход фотосинтеза сныти обыкновенной тесным образом связан с образованием ассимилирующих органов. В ельнике кислично-щитовниковом листья сныти обыкновенной начинают развертываться с начала мая. Майские (весенние) листья сохраняются, как правило, до третьей декады июня, а к середине июля 30 % их гибнет; в течение последующего месяца процесс отпада усиливается (отмирает 57 %), и к середине августа сохраняется всего лишь 13 % с явными признаками сильного повреждения. Последующие генерации летних листьев, которые появляются на протяжении июня, с незначительным отпадом сохраняются (83 %) до середины августа.

Следует заметить, что в еловых сообществах в отличие от широколиственных типов леса (Митина, 1969) очень трудно разделить листья сныти обыкновенной на весенние и летние, так как они развертываются непрерывно и не отличаются друг от друга ни по морфологическим признакам, ни по размерам. Можно лишь условно считать майские листья весенними, а июньские — летними. Существует еще позднелетняя генерация листьев. Она появляется в незначительном количестве (1—2 экземпляра на 1 м$^2$ в синузиях сныти обыкновенной) в июле—августе и внешне хорошо отличается от предыдущих генераций листьев. Позднелетние листья сныти обыкновенной имеют небольшие размеры (4—5 см), малую высоту и слабую расчлененность.

Молодые весенние листья сныти обыкновенной характеризуются невысокими значениями видимого фотосинтеза: в конце первой декады мая он составляет всего 2 мг $CO_2$/дм$^2$·ч. В конце мая и в начале июня у весенних листьев наблюдается наибольший фотосинтез, достигающий 7 мг $CO_2$/дм$^2$·ч при световом насыщении 16—18 тыс. лк, что по времени совпадает со стадией бутонизации. Летние листья сныти обыкновенной по уровню фотосинтеза (5—6 мг $CO_2$/дм$^2$·ч) сравнительно мало отличаются от листьев весенней генерации, однако световое насыщение у них наступает при более низкой освещенности — 5—6 тыс. лк. В течение августа и особенно сентября ассимиляционный процесс у сныти обыкновенной замедляется, снижаясь в третьей декаде сентября до 2.7 мг $CO_2$/дм$^2$·ч.

Фотосинтез овсяницы лесной характеризуется достаточно стабильной величиной в течение периода вегетации — 6—7 мг $CO_2$/дм$^2$·ч при световом насыщении 12 тыс. лк, сохраняясь на таком уровне на протяжении 2.5 месяца, что в некоторой степени напоминает сезонный ход фотосинтеза бореальных видов — черники и кислицы обыкновенной.

Анализ сезонного хода фотосинтеза неморальных трав елового леса показал, что у сныти обыкновенной и медуницы неясной он имеет общие черты с сезонной динамикой этого процесса неморальных трав широколиственных лесов. Прежде всего это касается периода наиболее активной ассимиляционной деятельности, который у изучаемых видов также сдвинут на весну и начало лета. Весенние листья медуницы неясной и сныти обыкновенной в еловом лесу проявляют черты большего светолюбия по сравнению с листьями летней генерации, о чем свидетельствует значительно более высокий уровень светового насыщения фотосинтеза по сравнению с летними листьями. Сходство с фотосинтезом медуницы неясной в широколиственных лесах проявляется и в более высоком уровне фотосинтеза весенних листьев генеративных побегов по сравнению с летними листьями вегетативных побегов. Однако эти различия в южной тайге не столь значительны, и если у медуницы неясной в широколиственном лесу они составляют 6-кратную величину (Горышина, 1971), то в еловом лесу весенние листья осуще-

ствляют ассимиляционный процесс лишь в 1.5 раза интенсивнее по сравнению с летними листьями.

Наряду с отмеченным сходством в ассимиляционной деятельности с неморальными травами широколиственных лесов медуница неясная и сныть обыкновенная в ельниках южной тайги обнаруживают целый ряд признаков, которые сближают их с бореальными кустарничками и травами елового леса. Как по максимальной интенсивности, так и по световому насыщению фотосинтеза неморальные травы в летний период не отличаются от бореальных трав. Как показано в табл. 3, на протяжении летних месяцев (с июня по первую декаду августа) интенсивность фотосинтеза медуницы неясной и сныти обыкновенной поддерживается на достаточно высоком уровне (5—6 мг $CO_2$/дм$^2$·ч), в то время как в дубравах интенсивность ассимиляции резко падает и составляет всего $^1/_8$—$^1/_{10}$ весенних величин, т. е. 1—2 мг $CO_2$/дм$^2$·ч (Горышина, 1969). Разница в интенсивности ассимиляции весенних и летних листьев у этих растений в ельниках хотя и имеется, но она невелика и составляет всего 1—3 мг. У овсяницы лесной сезонный ход фотосинтеза мало отличается от такового бореальных кустарничков и трав.

Основное различие фотосинтетической деятельности неморальных трав широколиственных и еловых лесов состоит в том, что у первых период активной ассимиляционной деятельности ограничен и приходится на первую половину вегетации, а у вторых он характеризуется достаточно устойчивой величиной на протяжении всего летнего периода.

Из всего сказанного следует, что ассимиляционный аппарат неморальных трав в значительной степени перестроился и адаптировался к режиму фитосреды елового леса, в то же время сохраняя ряд черт, отдаленно напоминающих ритм газообмена, характерный для растений широколиственных дубрав. Неморальные травы в еловом лесу по своим фотосинтетическим свойствам гораздо ближе к растениям бореального флористического комплекса, чем к популяциям тех же видов, произрастающих в широколиственных лесах.

## ЛИТЕРАТУРА

*Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Горышина Т. К.* Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивности у некоторых летневегетирующих растений лесостепной дубравы. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 1, с. 62—75. — *Катрушенко И. В., Старостина К. Ф.* Лабильность фотосинтетической реакции таежных растений. — Лесоведение, 1977, № 5, с. 92—94. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — *Любименко В. Н.* Новые данные о чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. — Лесной журн., 1906, № 1, с. 16—34. — *Малкина И. С.* Об изменчивости световых кривых фотосинтеза *Carex pilosa* L. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 10, с. 1516—1519. — *Митина М. Б.* Об ассимиляционной деятельности доминантов в снытевой дубраве лесостепной зоны. — В кн.: Механизмы взаимодействия растений в биогеоценозах тайги. Л.; Наука, 1969, с. 59—70. — *Митина М. Б.* Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1454—1464. — *Старостина К. Ф.* Особенности фотосинтеза бореальных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 770—778. — *Цельникер Ю. Л.* Адаптация лесных растений к затенению. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 10, с. 1478—1491. — *Daxer H.* Über die Assimilations-Ökologie Waldbodenflora. — Jahrb. Wiss. Bot., 1934, Bd 80, N 1, S. 363—420. — *Hesselman H.* Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. — Eine physiologisch-biologische pflanzengeographische Studie. Jena, 1904, S. 311—460. — *Zöhr E., Hansen H. C.* Physiologische Spannweite der Schattenpflanze der *Oxalis acetosella.* — Planta, 1963, Bd 60, N 1, S. 46—50. — *Lundegardh H.* Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1957. 586 S. — *Morgan M. D.* Life history and energy relationships of *Hydrophyllum appendiculatum.* — Ecol. Monogr. 1971, vol. 41, N 4, p. 329—349.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 7 II 1984.

SUMMARY

Daily and seasonal dynamics of photosynthesis, its daily productivity and dependence upon the most significant ecological factors have been studied. Marked differences have been observed in the functioning of the assimilation apparatus in the populations of nemoral species of herbs in spruce and broad-leaved forests. Photosynthetic apparatus of herb nemoral species from spruce forests has been considerably reorganized and adapted to the conditions of spruce forest phytoenvironment.

---

# СООБЩЕНИЯ

УДК 581.321.1 : 537.533.35 : 582.751.2

Е. В. Драгунова

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ИНТЕГУМЕНТОВ СЕМЯПОЧКИ *GERANIUM GRACILE* (*GERANIACEAE*)

E. V. DRAGUNOVA. THE ULTRASTRUCTURE OF OVULE INTEGUMENTS IN *GERANIUM GRACILE* (*GERANIACEAE*)

Ультраструктура внутреннего и наружного интегументов семяпочки *Geranium gracile* сходна. В клетках наружного и внутреннего интегументов наблюдаются крупные ядра, небольшое число рибосом, гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР). Хлоропласты с небольшими гранами. Внутренний интегумент несколько меньше вакуолизирован.

Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента заполнены танинами, за исключением халазального участка. Нуцеллярные клетки содержат в 10 раз меньше пластид и митохондрий, чем клетки интегументов.

В кутикуле клеток taнинового слоя, обращенной к нуцеллусу, обнаружены дендриты.

Результаты подтверждают предположение, что приток питательных веществ в семяпочку идет через халазу.

Проведено электронно-микроскопическое изучение тканей, окружающих зародышевый мешок у *Geranium gracile* Ledeb. Подробно рассмотрена ультраструктура интегументов и нуцеллуса на стадии шаровидного зародыша.

### Материал и методика

Семяпочки собирали на 2—3-й день после цветения, фиксировали глютаральдегидом и дополнительно четырехокисью осмия или перманганатом калия. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца.

### Результаты и обсуждение

Согласно G. L. Davis (1966), семяпочка в сем. *Geraniaceae* — анатропная, крассинуцеллятная, двупокровная, сосудистый пучок оканчивается в халазе (см. рисунок).

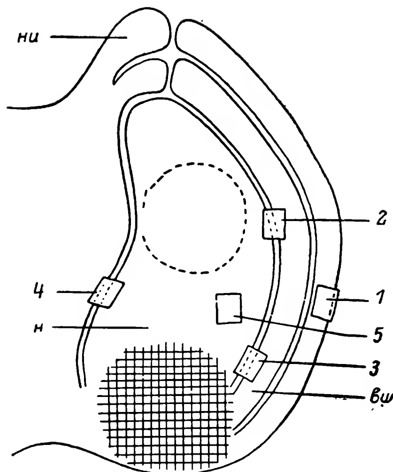
Наружный интегумент состоит из двух слоев клеток, внутренний — из трех. Клетки интегументов имеют довольно толстые извилистые оболочки; стенки, обращенные к зародышевому мешку, толще, встречаются межклетники. Антиклинальные стенки клеток заметно тоньше периклинальных. Цитоплазма клеток интегументов плотная, с многочисленными рибосомами, немногие из которых объединены в полисомы (см. таблицу).

ЭР большей частью гранулярный, в некоторых случаях цистерны лежат параллельными рядами, но чаще встречаются одиночные. Многочисленные диктиосомы, состоящие из 5—6 цистерн, распределены по всей клетке.

Хлоропластов в клетках интегументов довольно много. Небольшие граны из 5—6 тилакоидов соединены межгранными тилакоидами. Строма хлоропластов плотнее матрикса цитоплазмы. Количество крахмала в пластидах различно: от нескольких мелких крахмальных зерен до множества крупных, занимающих почти всю видимую на срезе площадь хлоропласта. Изредка встречаются небольшие пластоглобулы. Многочисленные митохондрии — небольшие, правильной овальной формы, с многочисленными несколько разбухшими кристами.

Строение семяпочки.

*1 — 5* — участки, представленные на микрофотографиях в таблице, *ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус.




Матрикс митохондрий светлее основного вещества цитоплазмы. Ядра клеток интегументов крупные, занимают до трети площади среза клетки, содержат светлую нуклеоплазму и диффузный хроматин. Перинуклеарное пространство расширено, в ядерной оболочке — множество пор.

Клетки наружного интегумента вакуолизированы несколько больше, чем клетки внутреннего интегумента. Тонопласты высококонтрастны, в вакуолях изредка встречаются хлопьевидный осадок, а также глобулярные включения с электронно-плотной центральной частью. Эти включения обычно расположены около ядра.

Плазмалемма во многих местах отходит от клеточной оболочки, образуя плазмалеммосомы. Срединная пластинка более осмиофильна, чем периферические участки клеточной оболочки. Тангентальные стенки клеток пронизаны множеством плазмодесм.

Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента у семяпочек рода *Geranium* является таниноносным слоем (см. таблицу, *2*). Наряду с танинсодержащими клетками в этом слое встречаются клетки, не содержащие танина. В халазальном районе танины почти не наблюдали (см. таблицу, *3*). Клетки танинового слоя — округлой формы. Вакуоли с танином в клетках различного размера — от небольших до занимающих почти весь объем клетки. Радиальные клеточные стенки извилисты, с множеством плазмодесм.

Ядра в клетках танинового слоя почти округлые, со светлой нуклеоплазмой и крупным ядрышком. Хлоропласты — мелкие, овальные, с немногочисленными гранами, крахмал почти не встречается. Митохондрий мало. Агранулярный ЭР представлен немногочисленными, иногда расширенными короткими цистернами. Встречаются вакуоли с хлопьевидным осадком.

Клетки танинового слоя граничат с нуцеллусом. Стенки клеток нуцеллуса и танинового слоя, обращенные друг к другу, утолщены (см. таблицу, *4*). Клеточные стенки нуцеллярных клеток с наружной стороны имеют более плотный осмиофильный слой. Стенки клеток танинового слоя покрыты кутикулой, в которую полисахаридная часть клеточной оболочки дает выросты, описанные для эпидермы листа (Мирославов, 1980).

В клетках массивного нуцеллуса (см. таблицу, *5*) на стадии шаровидного зародыша присутствуют хлоропласты, они различны по форме, имеют немногочисленные граны, крупные крахмальные зерна, часто встречаются мелкие пластоглобулы. Строма пластид достаточно плотная. Ядра нуцеллярных клеток большие, с диффузным хроматином, нуклеоплазма несколько светлее, чем цитоплазма, митохондрии редки, со светлым матриксом и разбухшими кристами. Цитоплазма богата рибосомами, часть которых связана с цистернами ЭР. Клетки сильно вакуолизированы, вакуоли многочисленные, разных размеров — от мелких до занимающих почти весь объем клетки. Тонопласт резко контрастный, в вакуолях часто находятся мембранные структуры и осмиофильный осадок. В нуцеллусе есть липидные включения. В целом нуцеллярные клетки имеют признаки паренхимных клеток и напоминают клетки нуцеллуса *Calendula officinalis* (Плиско, 1982). М. А. Плиско (1980) описала у *Alcea rosea* сходное строение клеток нуцеллуса — сильно развитый ЭР, значительная вакуолизация клеток, присутствие липидов.

У *Ornithogalum caudatum* в эпидерме нуцеллуса V. R. Tilton (1980) отметил сильную везикуляцию клеток, значительное число цистерн ЭР, но не шероховатого, а гладкого.

Наши результаты дополняют данные K. Prasad (1979), изучавшего нуцеллус некоторых представителей сем. *Cruciferae*. Он отметил значительное количество РНК и гипертрофию ядра в клетках нуцеллуса.

Клетки нуцеллуса *Geranium gracile* сходны по ультраструктуре с клетками париетальных слоев *Oenothera biennis* (Noher de Halac, 1980). Вполне возможно, что описанное строение нуцеллуса — ранняя стадия формирования «нуцеллярного литического комплекса» (Norstog, 1974). На это указывает обилие вакуолей в нуцеллярных клетках.

Итак, отмечаются незначительные различия в ультраструктуре внешнего и внутреннего интегументов семяпочки *Geranium gracile*. Во внутреннем интегументе несколько больше крахмальных зерен в хлоропластах и ломасом. В радиальных оболочках внутреннего интегумента больше плазмодесм, в то время как в оболочках наружного интегумента их мало. Клетки наружного интегумента несколько сильнее вакуолизированы. Внутреннюю эпидерму внутреннего интегумента составляют танинсодержащие клетки со своеобразным строением. В клетках наружного и внутреннего интегументов в 10 раз больше митохондрий, чем в клетках внутренней эпидермы внутреннего интегумента и в клетках нуцеллуса. Пластиды встречаются почти одинаково часто во внутреннем и наружном интегументах. В таниновом слое и нуцеллусе пластид значительно меньше.

Строение интегументов *G. gracile* сходно со строением покровов семяпочки *Calendula officinalis*, описанных Плиско (1974). Важная роль интегументов в питании мегагаметофита подтверждается и данными V. R. Tilton и H. L. Mogensen (1979) на примере семяпочки *Agave parryi*, которые показали, что приток питательных веществ идет через халазальный конец. Энергетический обмен в клетках интегументов — интенсивный. Mogensen (1981) отметил высокую активность АТФ-азы в эндотелии и внутренних микропилярных клетках интегумента. Это свидетельствует об активной роли клеток интегументов в транспорте питательных веществ для мегагаметофита.

В халазальном районе слой внутренней эпидермы внутреннего интегумента не содержит танинов. Это можно объяснить, вероятно, тем, что здесь идет транспорт питательных веществ из халазы в зародышевый мешок. Стенки клеток taнинового слоя и нуцеллуса пронизаны несколько большим числом плазмодесм, чем стенки клеток интегументов. Это также соответствует представлениям о том, что приток питательных веществ идет через халазальную часть нуцеллуса.

Благодарю М. Ф. Данилову за помощь в обсуждении результатов.

## ЛИТЕРАТУРА

*Мирославов Е. А.* В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей, Петрозаводск: Карелия, 1980, с. 41. — *Плиско М. А.* Ультраструктура интегумента у *Calendula officinalis* в ранний период эмбриогенеза. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 2, с. 246—252. — *Плиско М. А.* Ультраструктура нуцеллуса у *Alcea rosea* (*Malvaceae*). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 775—782. — *Плиско М. А.* Некоторые особенности дегенерации клеток нуцеллуса. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1469—1478. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc.: S. Wiley a. Sons 1966. 528 p. — *Mogensen H. L.* Ultrastructural localization of adenosine triphosphatase in the ovules of *Saintpaulia ionantha* (*Gesneriaceae*) and its relation to synergid function and embryo sac nutrition. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 2, p. 183—194. — *Noher de Halac J.* Fine structure of nucellar cells during development of the embryo sac in *Oenothera biennis* L. — Ann. Bot., 1980, vol. 45, N 5, p. 515—521. — *Norstog K.* Nucellus during early embryogeny in barley: fine structure. — Bot. Gaz., 1974, vol. 135, N 2, p. 97—103. — *Prasad K.* Morphology and histochemistry of the nucellus and endosperm in certain species of *Cruciferae*. — Bot. Jarb. Syst., 1979, Bd 100, Hf 4, S. 536—541. — *Tilton V. R.* Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and notes on other types of modification in the chalaza of angiosperm ovules. — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, p. 2059—2066. — *Tilton V. R., Mogensen H. L.* Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 3—4, p. 338—350.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 X 1984.

УДК 582.341 (470.21/.25) Бот. журн., т. 70, № 10

М. С. Боч, Е. О. Кузьмина

# О СФАГНОВЫХ МХАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РСФСР

M. S. BOCH, E. O. KUZMINA. ON SPHAGNUM MOSSES FROM THE NORTH-WEST OF THE RSFSR

На основании собственных сборов сфагновых мхов (3 тыс. образцов) из Ленинградской, Новгородской и Псковской областей составлен список, включающий 33 вида; 2 вида, числящихся в Ленинградской обл., не найдены, но обнаружен новый вид для региона — *Sphagnum subtile*. 7 видов являются очень редкими, и для них отмечены новые местонахождения. Даны географические и эколого-ценотические характеристики сфагновых мхов.

В пределах Субарктики и бореальной зоны сфагновые мхи играют большую роль в составе сообществ тундр, лесов и главным образом болот, где они часто являются эдификаторами. Эколого-фитоценотические особенности сфагновых мхов положены в основу классификации болотной растительности. Однако для использования видов мхов в этих целях надо знать особенности их экологии и распространения в изучаемом регионе: будет ли данный вид здесь олиготрофным или евтрофным, гидрофильным или гипергидрофильным, редким или частым, обильным или единичным. Все эти черты вида могут носить сугубо региональный характер или быть типичными для него по всему его ареалу.

Аннотированные списки сфагновых мхов существуют для ряда районов европейского севера и Прибалтики: Кольского п-ова (Шляков, Константинова, 1982), Карелии (Юрковская, 1967), Эстонии (Kannukene, Kask, 1982), Латвии (Аболинь, 1965; Буш, Аболинь, 1968), Белоруссии (Пидопличко, 1948), Вологодской обл. (Корчагин, 1928), Архангельской обл. (Шенников, Голубева, 1929), Финляндии (Isoviita, 1970).

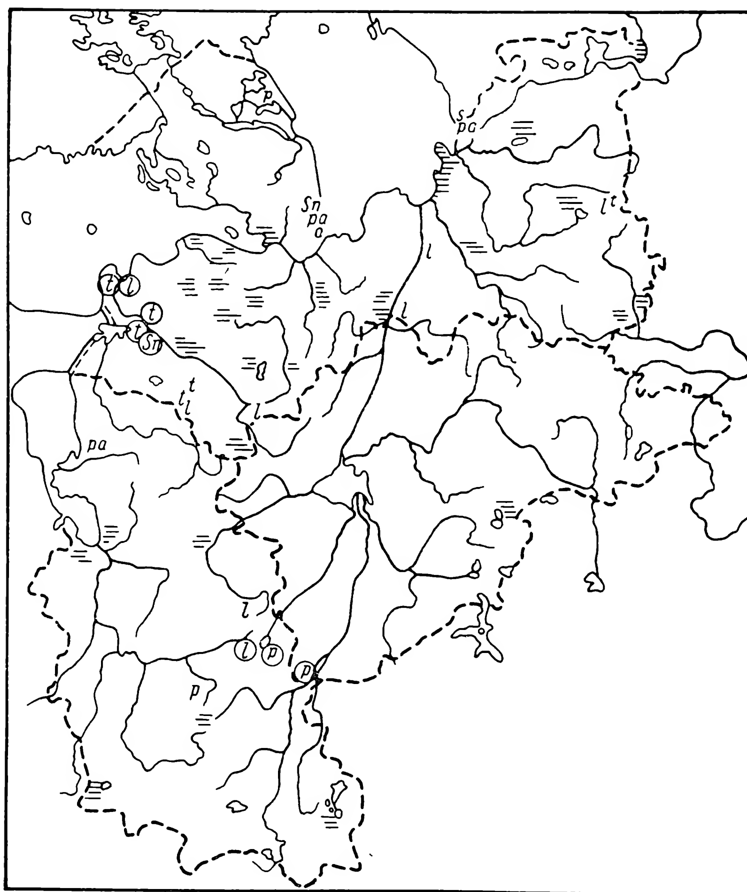
Для всего Северо-Запада РСФСР (Ленинградская, Псковская, Новгородская области) таких списков бриофлоры не было. Для Ленинградской обл. известны лишь работа Г. И. Танфильева (1890) и наиболее полный (не аннотированный!) список Г. В. Вьюновой (1980), основанный на ее собственных, литературных и гербарных данных. Известны также списки для Новгородской обл. П. Курского (1908) и В. П. Савича и Л. И. Савич (1916).

Поэтому мы решили опубликовать аннотированный список сфагновых мхов такого обширного и сложного по природным данным региона, как Северо-Запад РСФСР. Список основан как на литературных, так и на собственных данных. В течение 1976—1983 гг. мы проводили изучение растительности Ленинградской, Псковской и Новгородской областей в составе Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград). Было выполнено около 1500 описаний растительности болот и заболоченных лесов и определено около 3 тыс. образцов сфагновых мхов в основном из этих описаний, реже — вне их. На каждый вид была составлена карта точечных ареалов, где указана также степень обилия вида в изученных районах. Из 14 флористических районов Северо-Запада («Определитель высших растений Северо-Запада. . .», 1981) мы обследовали 13, и лишь Мстинский р-н остался неизученным.

При определении мхов в случае затруднений мы пользовались консультациями Г. В. Вьюновой, за что выражаем ей благодарность.

В названиях видов и понимании их объема мы следуем Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968). В составленном нами списке 33 вида; 2 очень редких для Ленинградской обл. вида — *Sphagnum inundatum* и *S. quinquefarium* мы не встретили, хотя они имеются в списке Вьюновой (1980). Один вид — *S. subtile* — отмечен нами для региона впервые (Ленинградская обл., Лодейнопольский р-н, Нижнесвирский заповедник). Для всех редких видов найдены новые местонахождения, образцы из которых переданы в гербарий низших растений БИНа.

В составе сфагновой флоры СССР 42 вида (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968), из них на Северо-Западе РСФСР отсутствуют 7, относящихся либо к си-



**Распространение редких видов сфагновых мхов на Северо-Западе РСФСР (по данным авторов и литературным источникам).**

Виды рода *Sphagnum*: *l* — *S. lindbergii*, *p* — *S. pulchrum*, *s* — *S. subtile*, *sn* — *S. subnitens*, *t* — *S. tenellum*, *pa* — *S. palustre*, *a* — *S. aongstroemii*. *Заштрихованы* места флористических сборов мхов Северо-Западной экспедицией БИНа (кроме точек, указанных для редких мхов). *Кружком* обведены местонахождения, отмеченные в литературе.

бирским, либо к западно-европейским (например, *S. molle*, *S. lenense*). В областях и республиках, окружающих рассматриваемый регион, флора сфагновых мхов по количеству и составу почти не различается. Так, в Карелии 36 видов (Юрковская, 1967), в Финляндии — 39 (Isoviita, 1970), в Эстонии — 35 (Kannukene, Kask, 1982), в Латвии — 36 (Аболинь, 1965), в Вологодской обл. — 36 (Корчагин, 1928), в Белоруссии — 33 (Пидопличко, 1948). По данным Курского (1908) и В. П. Савича и Л. И. Савич (1916), в Новгородской обл. — 25 видов. Встречаемость и обилие различных видов мхов неодинаковы. По этим признакам можно выделить 3 группы мхов.

1. Наиболее активные виды, встречающиеся по всему региону и являющиеся эдификаторами сообществ болот или доминантами мохового яруса заболоченных лесов: *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*, *S. squarrosum*. Такая же позиция этих видов характерна и для всей лесной зоны СССР.

2. Менее активные виды, встречающиеся часто в разных местах региона, но в небольших количествах как примесь к другим мхам, реже — как эдификаторы: *S. centrale*, *S. compactum*, *S. contortum*, *S. cuspidatum*, *S. flexuosum*, *S. nemoreum*, *S. obtusum*, *S. riparium*, *S. rubellum*, *S. russowii*, *S. teres*, *S. warnstorfii*, *S. wulfianum*. К этой же группе относятся отмеченные преимущественно на севере региона *S. jensenii*, *S. platyphyllum*, *S. subsecundum*.

3. Редкие виды, встречающиеся единично: *S. aongstroemii*, *S. lindbergii*, *S. pulchrum*, *S. subtile*, *S. subnitens*, *S. palustre*, *S. tenellum*, *S. inundatum*,

*S. quinquefarium.* Из них только *S. lindbergii* и *S. tenellum*, находясь на границе ареалов, могут быть эдификаторами сообществ, остальные виды встречаются как единичная примесь к другим мхам.

Остановимся более подробно на этих видах (см. рисунок). На южной границе ареала в регионе находятся *S. aongstroemii* и *S. lindbergii*.

*S. aongstroemii* C. Hartm. был отмечен всего один раз в заболоченном сосновом лесу юго-западного Приладожья (Ленинградская обл.) в районе ст. Борисова Грива. Есть также указание С. Н. Тюремнова (1935) на Мгинский р-н Ленинградской обл. Южнее Ленинградской обл. не найден, а севернее (Финляндия, Карелия, Вологодская и Мурманская области) обычен. В гербарии БИНа образцов из региона не имеется.

*S. lindbergii* Schimp. — массовый вид северной тайги, обычный для Финляндии, севера Карелии, Коми АССР и др. Южнее встречается единично вплоть до Средней России. В Ленинградской обл. имеется несколько местонахождений, в том числе и на юге области (у пос. Оредеж, у г. Кириши, северо-западнее г. Луга). В Псковской обл. встречен лишь на Полистово-Ловатских болотах (Богдановская-Гиенэф, 1933, 1969, и наши сборы 1977 г.). В Белоруссии известны 3 местонахождения.

На северо-восточной границе ареала отмечен *S. palustre* L. В отличие от предыдущего он и южнее не является распространенным видом. Имеется в южной Финляндии, в Прибалтике, на юге Белоруссии. Для Карелии не упоминается. В Ленинградской обл. встречен в юго-западном и юго-восточном Приладожье в заболоченном лесу и на болоте Нижнесвирского заповедника, в Псковской обл. — в заболоченном лесу в Гдовском р-не. Имеются и литературные ссылки, в частности на Новгородскую обл. (Курский, 1908).

Субокеанические виды, находящиеся на восточной границе ареалов, — *S. pulchrum*, *S. subnitens*, *S. subtile*, *S. tenellum*.

*S. pulchrum* (Braitw.) Warnst., согласно Савич-Любицкой и Смирновой (1968), считается редким видом. В Ленинградской обл. мы отметили одну точку (северо-западное Приладожье, окрестности г. Приозерска) и одну — на юге Псковской обл. на болоте Бежаницкой возвышенности. И. Д. Богдановская-Гиенэф (1933, 1969) нашла его на востоке Псковской обл. на Полистово-Ловатских болотах. Был обнаружен на Шуваловском болоте, ныне осушенном под Ленинградом. В Гербарии БИНа имеется образец из Новгородской обл. Встречается к северу от исследованного нами региона, а также в Белоруссии, но в Прибалтике отсутствует.

*S. subnitens* Russ. et Warnst. очень редок в Карелии, Вологодской обл., встречается в Финляндии и Прибалтике. Мы отмечали этот вид на болоте в юго-западном Приладожье в Ленинградской обл. В гербарии БИНа имеется образец из Кингисеппского р-на области. В восточной части Европы отсутствует, однако может быть найден на Урале. Так, мы обнаружили его на болотах северного Предуралья в Печоро-Илычском заповеднике (Боч, Василевич, 1980).

*S. subtile* (Russ.) Warnst. найден в регионе впервые в 1976 г. в Нижнесвирском заповеднике на Сегежском болоте (юго-восточное Приладожье, Ленинградская обл.). Севернее (Финляндия, Карелия, Вологодская обл.) встречается изредка. В гербарии БИНа образец из региона отсутствует.

*S. tenellum* (Brid.) Brid. заходит далее на восток по сравнению с вышеупомянутыми видами и встречен даже в Архангельской обл. (Шенников, Голубева, 1929). В Ленинградской обл. отмечен Богдановской-Гиенэф (1928) в западных районах, где местами является эдификатором; мы встретили этот вид южнее — в Лужском р-не, а также на востоке — на болоте Вепсовской возвышенности. Довольно часто этот вид встречается на севере (Финляндия, Карелия), имеется в Прибалтике и Белоруссии. В Псковской обл. отмечен Богдановской-Гиенэф (1933, 1969) на Полистово-Ловатских болотах, в Новгородской — Курским (1908). Граница массового распространения проходит через восточную Прибалтику.

Два редких вида, числящихся во флоре области, нами обнаружены не были.

*S. quinquefarium* (Braitw.) Warnst. редок в Финляндии, в Карелии и Мурманской обл., встречается в ЛатвССР и БССР; в Эстонии отсутствует. Мы отмечали этот вид на болоте северного Предуралья (Боч, Василевич, 1980).

*S. inundatum* Russ. относится к числу редких видов Карелии, Эстонии, Вологодской обл.

Из числа редких видов, имеющихся в прилегающих регионах, нами не найдены следующие: *S. auriculatum* (в Фенноскандии находится на юго-восточной границе ареала), *S. imbricatum* (в северо-восточном Приладожье в Карелии самая восточная точка балтийской части его ареала), *S. subfulvum* (более северо-западный вид, так как, помимо Финляндии и Карелии, отмечен в Прибалтике). Эти 3 вида, возможно, могли бы быть найдены и на территории Ленинградской обл. в северо-западных районах. В Эстонии в свою очередь отсутствуют северный *S. aongstroemii* и редкие *S. pulchrum* и *S. quinquefarium*. В Вологодской обл. нет южного *S. palustre* и редкого *S. auriculatum*. В Латвии нет как северных, так и ряда западно-европейских видов.

Рассмотрим некоторые аспекты охраны редких мхов. Лишь некоторые из их местообитаний находятся на охраняемых территориях: *S. lindbergii* — в заказниках Ленинградской обл. «Белый камень», «Чистый мох», Сяберском; *S. palustre* и *S. subtile* — в Нижнесвирском заповеднике; *S. tenellum* — в Сяберском заказнике. Остальные местообитания находятся вне охраняемых территорий и могут быть уничтожены в связи с мелиорацией болот. Ряд болот с редкими видами предложен нами для охраны в ранге заказников (Боч, Мазинг, 1979): Зеленецкие мхи (*S. lindbergii*), у оз. Щучье заказник Моторное-Заостровье (*S. pulchrum*), болото Лазаревское (*S. subnitens*). Остальные местообитания редких видов, и в частности в Псковской обл., пока остаются вне охраны.

Провинциальные аспекты флоры четко проявляются для ряда видов, хотя большинство из них одинаково часты по всему региону. К северным районам Ленинградской обл. тяготеют *S. fimbriatum*, *S. platyphyllum*. Редки к югу от Ленинградской обл. (а в ее пределах часты) *S. girgensohnii*, *S. jensenii*, *S. papillosum*. На западе региона *S. rubellum* встречается более часто, чем на востоке, а *S. subsecundum* имеет обратную тенденцию. К югу региона заметно обеднение флоры сфагновых мхов, так как туда не заходят как северные виды, так и ряд субокеанических, тяготеющих к побережьям Балтики, поэтому флора сфагнов Новгородской обл. беднее, чем Ленинградской. Так, по нашим данным, флора сфагновых мхов Центрально-лесного заповедника, расположенного на юго-западе Калининской обл. (близко к юго-восточной части Псковской обл.) и богатого обширными верховыми и переходными болотами, насчитывает всего 14 видов. На одном же Мшинском болоте Ленинградской обл. — 20 видов!

Далее рассмотрим экологию и ценотические особенности всех видов сфагновых мхов, отмеченных в регионе. Известно, что мхи более тесно связаны с почвой, чем сосудистые растения, и поэтому более лабильно отражают ее характер. Для многих видов мхов составлены экологические амплитуды по степени увлажнения и степени богатства питания, основанные на величине pH, количестве Ca и др. (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969; Сокол, 1978). Ниже приводятся список 33 видов сфагновых мхов Северо-Запада РСФСР, характеристика особенностей их местообитания, фитоценотическая роль, особенности экобиоморф. Эти характеристики основаны как на наших, так и литературных данных по близким регионам. Список составлен в алфавитном порядке.

*Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens. Олигомезотрофный (pH 2.4—5.0) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969; Сокол, 1978) вид, встречающийся при различной освещенности на умеренно влажных местообитаниях (уровень воды (УВ) — 0—30 см). Характеризуется большим числом переходных экоформ, вплоть до конвергенции с *S. flexuosum* и *S. fallax*. Эдификатор или соэдификатор сообществ кочек, гряд или мелких сухих мочажин верховых и переходных болот, расположенных как в центре болота, так и на его окрайках, составляет 60—90 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях сосново-кустарничково-пушицевых, кустарничковых, пушицевых, реже шейхцериевых. Как небольшая примесь (2—25 %) — во многих сфагновых сообществах, в заболоченных лесах разного состава на кочках, на сплавинах озер.

*S. aongstroemii* C. Hartm. Мезоевтрофный, редкий вид, среднесветолюбивый, отмечен нами в понижении между кочками мезотрофного болота, в ассоциации осоково-пушицево-молиниево-сфагновой с редкими сосной и березой, где

образует незначительную примесь (5 %) в моховом покрове из *S. flexuosum*.

*S. balticum* (Russ.) C. Jens. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.8) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969; Сокол, 1978) светолюбивый вид сильно увлажненных местообитаний (УВ +1—15 см), с изменчивыми морфологическими признаками в зависимости от уровня стояния болотных вод. Имеются гемиизофильные формы, характерные для более западных территорий (Эстония, Средняя Европа). Разнообразие экоформ вида приводит даже к конвергенции с *S. fallax*. Эдификатор и доминант сообществ ковров, межкочий, мочажин верховых болот, составляющий 60—100 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях сосново-кустарничково-морошковых, сосново-кустарничково-пушицевых, кустарничково-пушицевых, пушицевых, расположенных и на окрайках, и в центре болотных массивов. Изредка встречается как примесь в других сфагновых сообществах верховых болот, в заболоченных лесах (ельниках и березняках), на сплавинах зарастающих озер.

*S. centrale* C. Jens. Мезоевтрофный (pH 2.9—5.0) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978) среднесветолюбивый вид, среднеувлажненных местообитаний (УВ —12—15 см). Характеризуется небольшим числом переходных экоформ, которые, как правило, зеленые и конвергируют с *S. magellanicum*. В сообществах кочек и понижений образует ковры в заболоченных лесах. Однако нами встречен лишь как примесь в моховом покрове в сообществах заболачивающихся сосновых, березовых, ольховых лесов, на вырубках и на мезотрофных болотах, где участвует в моховом ярусе с покрытием до 5 % ассоциаций сосново-пушицево-кустарничковых, сосново-вахтовых и сосново-тростниковых.

*S. contortum* K. I. Schultz. Евтрофный (pH 4.0—6.0) (Буш, Аболинь, 1968), среднесветолюбивый вид сильно увлажненных местообитаний (УВ +2—15 см). Характеризуется большим числом переходных экоформ. Эдификатор и содоминант топких низинных и переходных болот, расположенных по берегам рек и озер. Отмечен в сфагновых ассоциациях осоково-вахтовых с редкой березой, ивово-сабельниково-осоковой, вахтово-сабельниковой, тростниково-папоротниковой, где составляет 40—70 % мохового покрова.

*S. compactum* DC. Олигомезотрофный вид (pH 2.8—5.0) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978), встречающийся при значительном освещении как на умеренно, так и сильно увлажненных местах (УВ —5—15 см). На Северо-Западе РСФСР может быть эдификатором и доминантом при заболачивании песков и зарастании голого торфа. На заболоченной вырубке в моховом ярусе покрытие видом составило 90 %. Обычен как примесь в сообществах заболачивающихся сосновых и сосново-березовых лесов, на облесенных окрайках верховых болот, в их мочажинах, на аапа-болотах в топях с очеретником и осоками.

*S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.0) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969) светолюбивый, гипергидрофильный вид (УВ +2—8 см). Гемиизофильные формы вида конвергируют с *S. majus*. Эдификатор и соэдификатор сообществ глубоких мочажин верховых болот, составляет от 40 до 100 % мохового покрова в ассоциациях чисто сфагновых, шейхцериевых, шейхцериево-осоковых, шейхцериево-пушицево-осоковых (*Carex lasiocarpa*) и осоковых (*C. rostrata*+*C. chordorrhiza*) (последние встречаются на переходных болотах). В качестве примеси — крайне редко (до 5 %) в мочажинах, сложенных другими видами сфагнов.

*S. fallax* Klinggr. Олигомезотрофный (pH 2.7—5.0) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978), распространенный при различной освещенности вид на умеренно увлажненных местообитаниях (УВ +2—25 см). Известно много переходных экоформ. Особенно выделяются гемиизофильные растения, у которых гораздо крупнее стеблевые и веточные листья. Эдификатор и соэдификатор топей верховых болот на их окрайках, реже — в центре в мочажинах, составляющий 60—100 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях пушицевых, осоковых (*Carex limosa* или *C. rostrata*+*C. chordorrhiza*), кустарничково-осоковых и осоково-вахтовых. В качестве примеси (5—30 %) — во многих сообществах заболоченных лесов разного типа и на осоковых переходных болотах, на сплавинах зарастающих озер и очень редко — на заболоченных лугах.

*S. fimbriatum* Wils. Мезоевтрофный (pH 4.3—7.5) (Буш, Аболинь, 1968), распространенный при средней освещенности вид умеренно увлажненных местообитаний (УВ +2—10 см). Известны разные формы роста. В качестве доминанта (60 %) отмечен в одном описании, проведенном на мезотрофном болоте. Чаще всего встречается в виде примесей в моховом ярусе заболоченных хвойных, березовых лесов, на низинных и переходных болотах, сплавинах озер, ручьев, в старицах рек.

*S. flexuosum* Dozy et Molk. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.0) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969) светолюбивый вид умеренно увлажненных местообитаний (УВ —7—18 см). Характеризуется наличием переходных экоформ, конвергирующих с *S. fallax*. Доминант сообществ обводненных окраек верховых болот, составляет 60—90 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях осоково(Carex limosa+C. rostrata)-кустарничковых, осоковых (C. rostrata) с единичными деревьями березы и сосны, осоковых (C. lasiocarpa+C. rostrata+C. nigra+C. elata), осоково(C. lasiocarpa+C. limosa+C. chordorrhiza)-вахтовой, тростниковой с редкой березой и сосной. В качестве примеси (5—25 %) — на переходных болотах (осоковых и осоково-гипновых), а также в заболоченных березняках, на вырубках и сплавинах озер и карьеров.

*S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.0) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969; Сокол, 1978) светолюбивый вид, занимает наименее увлажненные участки болот (УВ —0—50 см). Эдификатор и соэдификатор сообществ кочек, гряд, ковров, занимающих как центральные части болота, так и встречающихся на окрайках верховых болот. Составляет в моховом покрове 60—80 % в следующих сфагновых ассоциациях: сосново-морошково-кустарничковых, сосново-пушицево-кустарничковых, сосново-кустарничковых, пушицевых. Как примесь до 20 % может быть в ковре других сфагновых сообществ верховых болот, даже занимающих мочажины, а также на ключевых болотах, на кочках в заболоченных лесах (сосновых) и на сплавинах озер.

*S. girgensohnii* Russ. Мезоевтрофный (pH 3.5—6.6) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978), распространенный на Северо-Западе РСФСР при значительном затенении вид в умеренно увлажненных местообитаниях (УВ —15—30 см). Доминант мохового яруса сообществ, занимающих микроповышения и приствольные кочки заболачивающихся лесов при сомкнутости крон 0.6 и выше, составляет 70—90 % в сфагновом покрове ельников, черничников и чернично-долгомошных. Участие вида в моховом покрове заболоченных березняков ниже — до 60, в сосняках — до 30 %. В качестве примеси (до 20 %) встречается в заболоченных лесах разного состава и даже на сырых закустаренных лугах.

*S. jensenii* H. Lindb. Мезоевтрофный (pH 3.8—5.3) (Сокол, 1978), встречающийся при значительной освещенности вид, гипергидрофильный (УВ +10—18 см). Доминант и эдификатор сообществ топких мочажин переходных болот, составляет 40—100 % мохового покрова сфагновых ассоциаций шейхцериевых, осоково (Carex limosa)-шейхцериевых. Как незначительная примесь — в других сфагновых сообществах низких гряд и кочек переходных и мезотрофных облесенных сосной окраек верховых болот, на сплавинах озер.

*S. lindbergii* Schimp. Олигомезотрофный гипергидрофильный вид (УВ +5—5 см). Различают разные формы роста вида в зависимости от местообитания. Нами встречен в сообществах мочажин верховых болот, где он составляет всего 10 % в ковре, сложенном преимущественно *S. cuspidatum*. В травяном ярусе — пушица или пушица с *Carex limosa*. Другой вариант — деградирующие пушицевые мочажины-римпи с печеночниками и даже лишайниками.

*S. magellanicum* Brid. Олигомезотрофный (pH 2.9—5.0) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978), среднесветолюбивый вид, встречающийся от умеренно до слабоувлажненных местообитаний (УВ +5—35 см). Мы различаем две экоформы: сизо-зеленая и красновато-фиолетовая; представители первой живут в тени на приствольных повышениях, создавая ковры в заболоченном лесу и облесенных окрайках верховых болот; вторые — на кочках, грядах и в мочажинах верховых болот, на свету. Зеленые формы вида конвергируют с *S. centrale*, при этом меняется даже форма хлорофиллоносной клетки: от эллиптической (как у *S. magellanicum*) до почти веретенообразной (как у *S. centrale*), однако при этом клетка остается замкнутой, что характерно для *S. magellanicum*. Эдификатор,

доминант сообществ кочек, гряд, межкочий и ковров, облесенных сосной и иногда редкой березой на верховых болотах, составляет 40—85 % мохового ковра сфагновых ассоциаций: сосново-кустарничково-пушицевых, сосново-морошковых, кустарничково-пушицевых, занимающих окрайки и центры болот. Как примесь (2—25 %) — в заболоченных лесах: еловых, сосновых, березовых и даже на ключевых болотах, в ковре сплавин карьеров и озер.

*S. majus* (Russ.) C. Jens. Олигомезотрофный (pH 2.7—4.03) (Рыковский, 1969; Сокол, 1978), гипергидрофильный вид (УВ +5—7 см). Характерно наличие гемиизофильных форм, конвергирующих с *S. cuspidatum*. Эдификатор, соэдификатор и содоминант глубоких мочажин, обводненных окраек и слабопроточных топей верховых болот, составляет 45—100 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях: шейхцериевой, осоковой (Carex limosa), пушицевой, шейхцериево-осоково-вахтовой. Как незначительная примесь (до 5 %) — в сообществах верховых и переходных (осоковых) болот, на сплавинах озер.

*S. nemoreum* Scop. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.0) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978), среднесветолюбивый вид, распространенный в умеренно увлажненных местообитаниях (УВ —10—20 см). Известны гемиизофильные формы с варьирующей формой стеблевого листа. Вид встречается в виде чистых дерновинок в заболоченных осветленных сосновых лесах, составляя до 5 % мохового покрова. Столь же незначительно его участие в моховом покрове переходных и верховых болот, подвергшихся частичной мелиорации (на отвалах торфа, вдоль канав), на низинных облесенных болотах.

*S. obtusum* Warnst. Мезотрофный среднесветолюбивый вид сильно увлажненных местообитаний (УВ — +7—13 см). Известны гемиизофильные растения, характеризующиеся большим размером стеблевых и веточных листьев. Доминант сообществ обводненных мезотрофных окраек и проточных топей верховых болот в ассоциациях осоково-сабельниковых с ивой, осоковых, сосново-осоковых, где составляет 50—80 % мохового ковра. Значительно участие вида в сообществах сплавин зарастающих озер и мочажин. Как примесь (до 20 %) встречен в сообществах переходных осоковых и низинных болот и заболоченных лугов.

*S. palustre* L. Мезотрофный (pH 3.5—5.5) (Буш, Аболинь, 1968) среднесветолюбивый вид умеренно увлажненных местообитаний УВ —15—20 см). Нами встречен в четырех описаниях заболоченных лесов и облесенных болот в качестве примеси (2—22 %). В Нижнесвирском заповеднике отмечен в ассоциации черноольшатника белокрыльникового, где в моховом ярусе из *S. squarrosum* и *S. angustifolium* составляет 22 %. В ассоциации осоково(Carex lasiocarpa)-сфагновой составляет 2 % в ковре из *S. fallax* и *S. fimbriatum*. В районе стационара Ириновка (юго-западное Приладожье) в заболоченном сосняке сфагново-долгомошном составляет 5 % мохового покрова из *S. flexuosum* и *Polytrichum commune*. В Гдовском р-не Псковской обл. у озера Выдрейского в ельнике вейниково-чернично-сфагново-зеленомошном составляет 8 % ковра из *S. girgensohnii*.

*S. papillosum* Lindb. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.8) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978) светолюбивый вид умеренно влажных местообитаний (УВ +1—20 см). Изменчив по окраске и папиллозности веточных листьев, зависящих от освещенности (на свету папиллы более развиты). Доминант и даже иногда эдификатор сообществ мелких мочажин и низких гряд мезотрофных окраин верховых болот и их проточных топей и аапа-болот, составляет от 60 до 90 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях вахтовых, осоковых (Carex rostrata), пушицево-кустарничковых, сосново-кустарничково-осоковых (C. limosa), молиниево-осоковых (C. limosa). Как примесь до 5 % — редко в других сообществах переходных и верховых болот, на сплавинах озер.

*S. platyphyllum* (Braithw.) Warnstr. Мезоевтрофный (pH 4.0—6.0) (Буш, Аболинь, 1968) среднесветолюбивый вид, гипергидрофильный (УВ +10+2 см). Образует гемиизофильные формы. Чаще всего в мезотрофных и евтрофных сообществах мочажин, межкочий и кочек осоковых болот, где возможна роль вида в качестве доминанта или содоминанта, составляющего 50—90 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях осоково-сабельниковых с редкой ивой, вахтово-сабельниковой, осоково-вахтовой. Как небольшая примесь (0.5—50 %)

отмечен во многих осоковых, осоково-гипновых и осоково-сфагновых сообществах при доминировании в моховом ярусе *S. cuspidatum*.

*S. pulchrum* (Braithw.) Warnst. Олигомезотрофный, светолюбивый вид умеренно гидрофильный (УВ —4—14 см). Нами найден в сфагновых сообществах на сплавинном болоте у дер. Заостровье (западное Приладожье) в ассоциации осоково(Carex limosa+C. magellanica)-сфагновой (S. balticum+S. papillosum), где *S. pulchrum* занимает всего 5 %. В Псковской обл. вид отмечен в Бежаницком р-не у дер. Андро-Холмы в центре облесенного сосной и березой сфагнового болота в западинах среди сфагнового ковра в ассоциации сосново-осоково (C. limosa)-пушицево-кустарничково-сфагновой, где его присутствие столь же незначительно (5 %) в моховом ярусе, состоящем из *S. magellanicum*, *S. angustifolium* и *Polytrichum alpestre*.

*S. riparium* Angstr. Мезоевтрофный (pH 3.8—5.2) (Сокол, 1978), распространенный при различной освещенности вид сильно увлажненных местообитаний (УВ +5—18 см), встречающийся в моховом ярусе черноольшатников белокрыльниковых, доминируя в нем. Значительно присутствие вида в сфагновых ассоциациях осоковых, пушицево-осоковых с березой (60—80 %). В качестве примеси (до 15 %) — в других ассоциациях с участием не только осок, но и хвощей, тростника, на сплавинах озер, в сообществах мезотрофных окраек верховых болот и проточных топей, в заболоченных березняках.

*S. rubellum* Wils. Олигомезотрофный (pH 2.8—3.8) (Буш, Аболинь, 1968; Рыковский, 1969) светолюбивый вид умеренно влажных местообитаний (УВ +5—22 см). Встречаются гемиизофильные формы. Содоминант некоторых ассоциаций мочажин, низких гряд, ковров верховых болот, составляет 10—30 % мохового покрова в сфагновых ассоциациях: сосново-пушицево-морошковой, пушицево-морошковой, шейхцериевой, подбеловой, осоковой (Carex limosa), на сплавинах озер и карьеров.

*S. russowii* Warnst. Олигомезотрофный (pH 2.8—4.0) (Буш, Аболинь, 1968; Соколов, 1978) среднесветолюбивый вид умеренно влажных местообитаний (УВ — 5—15 см). Известны переходные экоформы, особенно произрастающие в тени, конвергирующие с *S. girgensohnii*, с которым принимает участие в процессе заболачивания лесов, преимущественно сосновых, где сомкнутость крон 0.2—0.4. Встречается в очень незначительных примесях на кочках и в межкочьях в различных типах заболоченных лесов (особенно ельниках, сосняках) и на верховых болотах в ассоциациях сосново-кустарничково-сфагновых.

*S. subsecundum* Nees. Мезоевтрофный (pH 4.0—6.0) (Буш, Аболинь, 1968) среднесветолюбивый вид сильно увлажненных местообитаний (УВ +4—15 см). Вариабельность вида проявляется в размерах веточного листа: на сухих местообитаниях ширина 1, а в переувлажненных — до 3 мм. В зависимости от освещенности меняется окраска растений; от зелено-рыжей до грязно-зеленой. Эдификатор или соэдификатор сообществ кочек, межкочий и мелких мочажин низинных и переходных болот в сфагновых ассоциациях осоково-вахтовых, осоково-хвощево-сабельниковых, иногда с ивами, составляет 30—50 % мохового покрова. Часто в виде примесей в тех же сообществах и на заболоченных лугах, ключевых болотах, сплавинах зарастающих озер.

*S. subtile* (Russ.) Warnst. Мезотрофный среднесветолюбивый вид переувлажненных местообитаний. Экология вида почти неизвестна (Корчагин, 1928). Он изменяет окраску: на свету — пурпурно-красный, в тени — зеленый. Нами встречен в заболоченном лесу, в ассоциации сосново-голубично-чернично-сфагново-долгомошной, на окрайке Сегежского болота (Нижнесвирский заповедник Ленинградской обл.).

*S. subnitens* Russ. et Warnst. Мезотрофный вид (pH 4.3—7.5) (Буш, Аболинь, 1968) умеренно увлажненных местообитаний (УВ —5—10 см). Вариабельность вида проявляется в световых формах: на свету — мясо-красные с лиловым оттенком, в тени — грязно-зеленые. Нами собран с переходного болота Лазаревского (Всеволожский р-н Ленинградской обл.), где встречен на безлесной гряде аапа-комплекса в виде примеси (1 %) в ассоциации березково-разнотравно-осоково(*Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. chordorrhiza*)-сфагновой (*S. papillosum*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*).

*S. squarrosum* Crome. Мезоевтрофный (pH 3.5—7.0) (Буш, Аболинь, 1968),

индифферентный по отношению к свету вид умеренно увлажненных местообитаний (УВ +3—10 см). Имеются экоформы, особенно зеленые, конвергирующие с *S. teres*. Встречен на кочках и в понижениях, местами образует небольшие дерновинки в сфагновых ассоциациях заболачивающихся лесов: березняков (до 30 %), березняков тростниковых, черноольшатников белокрыльниковых и осоково-таволговых. Велика доля участия вида в образовании сплавин зарастающих озер и карьеров, изредка вид присутствует на заболоченном лугу, на ключевых и осоково-сфагновых болотах.

*S. tenellum* (Brid.) Brid. Олигомезотрофный (pH 2.8—3.5) (Буш, Аболинь, 1968) светолюбивый вид сильно увлажненных местообитаний (УВ +5—5 см). Эдификатор глубоких мочажин верховых болот, где иногда может дать большое покрытие (65 %), как, например, на болоте Красноборский мох в ассоциации подбелово-пушицево-сфагновой. Но чаще всего — в виде примесей (5—10 %) в сфагновых сообществах мочажин и мочажин-римпи: пушицевых и шейхцериево-очеретниковых. Может расти на обнаженном торфе и на сплавинах зарастающих озер.

*S. teres* (Schimp.) Aongstr. Мезоевтрофный вид (pH 3.7—5.6) (Буш, Аболинь, 1968) умеренно увлажненных местообитаний (УВ —10 см). В лесных ассоциациях встречаются экоформы, близкие к *S. squarrosum*. Более редок, чем близкий к нему вид *S. squarrosum*. Распространен на кочках и в межкочьях низинных осоковых болот (до 28 %) в сфагновых ассоциациях осоково-сабельниковых, тростниково-сабельниковых, тростниково-вахтовых с редкой березой. Принимает участие в моховом покрове заболоченных березняков, черноольшатников, ключевых болот, заболоченных лугов.

*S. warnstorfii* Russ. Мезоевтрофный (pH 3.7—6.8) (Буш, Аболинь, 1968; Сокол, 1978) среднесветолюбивый вид умеренно увлажненных местообитаний (УВ —3—5 см). Известны гемиизофильные формы, у которых меняются размеры и форма стеблевых листьев. Вид варьирует в окраске: на свету — пурпурно-красный, в тени — зеленый. Встречен на кочках, в межкочьях, в понижениях низинных болот, где бывает и эдификатором, и содоминантом в ассоциации разнотравно-осоково-гипновой, иногда с древесным ярусом березы и ольхи черной, достигая 40 % покрытия в моховом покрове. В качестве примесей встречается на кочках облесенных низинных болот и заболоченных лесов (черноольшатников), сплавин зарастающих озер.

*S. wulfianum* Girg. Мезотрофный (pH 3.5—5.5) (Буш, Аболинь, 1968) тенелюбивый вид умеренно увлажненных местообитаний. Встречается в заболоченных лесах, составляя не более 10 % мохового покрова. Чаще всего отмечен в ельниках сфагновых, чернично-кисличных или чернично-зеленомошных (при сомкнутости крон 0.6), в виде чистых дерновинок в понижениях и на кочках, реже — в березняках хвощево-сфагновых и др.

## ЛИТЕРАТУРА

*Аболинь А. А.* Флора листостебельных мхов Латвийской ССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Таллин, 1965. 23 с. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. — Тр. Петергоф. ест.-науч. ин-та, 1928, вып. 5, с. 265—377. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* О распространении некоторых видов сфагнов на Полистовских болотах. — Бот. журн. СССР, 1933, т. 18, № 1—2, с. 60—65. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа. Л.: Наука, 1969. 181 с. — *Боч М. С.*, *Василевич В. И.* Болота верховьев рек Печоры и Илыча. — В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 47—75. — *Боч М. С.*, *Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 189 с. — *Буш К. К.*, *Аболинь А. А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968, с. 71—126. — *Вьюнова Г. В.* Материалы к изучению бриофлоры Ленинградской области. — Нов. сист. низш. раст., 1980, т. 17, с. 216—230. — *Корчагин А. А.* К бриофлоре Вологодской губернии. — Журн. русск. бот. об-ва, 1928, т. 12, № 4, с. 389—416. — *Кудряшов Л. В.* География сфагновых торфяных мхов земного шара. — Тр. Бот. сада МГУ. М., 1945, с. 96—102. — *Курский П.* К бриологии южного побережья оз. Ильмень. — Тр. Бот. сада имп. Юрьев. ун-та, 1908, т. 9, вып. 2—3, с. 164—184. — *Определитель* высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л.: ЛГУ, 1981. 376 с. — *Пидопличко А. П.* Флора сфагновых (торфяных) мхов Белорусской ССР. Минск: Изд-во АН БССР, 1948. 69 с. — *Рыковский Г. Ф.* Мхи олиготрофных и мезотрофных болот Березинского государственного заповедника. — В кн.: Экологические исследования растений. Минск: Наука и техника, 1969, с. 67—75. —

*Савич В. П., Савич Л. И.* К изучению мхов Новгородской губернии. — Изв. Бот. сада П. Вел., 1916, т. 16, вып. 2, с. 1—22. — *Савич-Любицкая Л. И.* Сфагновые (торфяные) мхи. — В кн.: Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 254 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов. Л.: Наука, 1968. 109 с. — *Сокол А. П.* Растительность болот как индикатор химического состава верхних слоев торфа: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1978. 30 с. — *Танфильев Г. И.* О встречающихся в Петербургской губернии видах *Sphagnum*. — Scripta Bot., 1890, № 3, с. 425—430. — *Тюремнов С. Н.* Некоторые данные о сфагнах европейской части СССР. — Бот. журн. СССР, 1935, т. 20, № 3, с. 282—291. — *Шенников А. П., Голубева М. М.* Материалы к географии и экологии сфагновых мхов Архангельской губернии. — Изв. Гл. бот. сада, 1929, вып. 1—2, с. 163—183. — *Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР, 1982. 226 с. — *Юрковская Т. К.* О некоторых малоизученных видах сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, 1967, с. 85—88. — *Isoviita P.* Studies on *Sphagnum* L. I. Nomenclatural revision of the European taxa. — Ann. Bot. Fenn., 1966, № 3, p. 199—264. — *Isoviita P.* Studies on *Sphagnum* L. II. Synopsis of the distribution in Finland and adjacent parts of Norway and the USSR. — Ann. Bot. Fen., 1970, № 7, p.157—162. — *Kannukene L., Kask A.* A preliminary list of bryophytes of Estonian peatlands. — Peatland ecosystems. Tallin: Valgus, 1982, p. 34—39.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 V 1984.

---

УДК 582.675.1 : 576.3 6(470.1)

Бот. журн., т. 70, № 10

**А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов**

# КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *RANUNCULACEAE* И *PAEONIACEAE* НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. KARYOSYSTEMATIC STUDY OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *RANUNCULACEAE* AND *PAEONIACEAE* IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Определены числа хромосом у 20 видов из 10 родов семейств *Ranunculaceae* и *Paeoniaceae*. У *Delphinium middendorffii* (2n=16) и *Batrachium kauffmannii* (2n=32) числа хромосом определены впервые. У *Ranunculus reptans* и *R. acris* обнаружена внутрипопуляционная кариологическая дифференциация, причем у первого вида выявлена новая кариологическая раса с 2n=48. Приведены рисунки метафазных пластинок 16 изученных видов. У *R. repens* впервые обнаружены хромосомные наборы с тремя парами спутничных хромосом. Морфологический анализ хромосом подтверждает таксономическую обособленность секции *Coptidium* в подроде *Auricomus* (род *Ranunculus*) и свидетельствует в пользу ее выделения в особый подрод.

Флора северо-востока европейской части СССР довольно богата представителями семейства *Ranunculaceae*, насчитывающим здесь 56 видов из 17 родов (Мартыненко, 1976). Длительность и сложность ее исторического формирования, разнообразие современных экологических условий привели в ряде случаев к интенсивным процессам расообразования. В изучении таких явлений важную роль играет кариологический анализ. Систематическую ревизию сем. *Ranunculaceae* северо-востока европейской части СССР, основанную главным образом на макроморфологических признаках, необходимо в этой связи дополнить кариосистематическим исследованием. Это даст возможность определить взаимоотношение внутривидовых кариологических рас, обнаружить гибриды между видами, а возможно, выявить новые для науки таксоны.

В литературе до настоящего времени в пределах упомянутого региона сведения о числах хромосом приведены для 9 видов лютиковых из бассейна р. Усы (Соколовская, 1970) и 5 видов с о. Колгуева (Соколовская, Стрелкова, 1960). Наше исследование охватывает всю территорию Коми АССР и смежные районы Ненецкого автономного округа (Архангельская обл.) и востока Полярного

Урала, лежащего в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа (Тюменская обл.). Краткая информация о числе хромосом рассматриваемых в статье видов опубликована нами ранее (Лавренко, Сердитов, 1984а, б).

## Материал и методика

Материал для исследования собирали непосредственно в природных местообитаниях в 1981—1983 гг. Для анализа использовали молодые корни взрослых растений. В пределах популяций исследовали серии образцов, обозначаемых индексами Rn (для *Ranunculaceae*) или Pn (для *Paeoniaceae*) и порядковым номером. Гербарий хранится в Институте биологии Коми филиала АН СССР (г. Сыктывкар).

В качестве фиксатора применяли ацетоалкоголь (смесь спирт—уксусная кислота, 3 : 1). Предварительно корни обрабатывали раствором колхицина или монобромнафталина. Их концентрации, а также время предобработки подобраны экспериментально для каждого вида.

Удовлетворительную картину распределения хромосом в клетках корней *Aconitum septentrionale*, *Adonis sibirica*, видов рода *Actaea*, *Ranunculus pallasii*, *R. lapponicus*, *R. borealis*, *R. acris*, *Paeonia anomala*, *Atragene sibirica* наблюдали при использовании 0.05 %-ного раствора колхицина в течение 2 ч. Двухчасовую предобработку 0.075 %-ным раствором того же вещества мы применяли для *Ranunculus gmelinii*, *R. polyanthemos*, *R. repens* и *Batrachium kauffmannii*. Для видов рода *Delphinium* оптимальной является 0.1 %-ная концентрация колхицинового раствора также при двухчасовой обработке. И, наконец, в случае *Caltha palustris* и *Ranunculus reptans* удалось достигнуть цели с помощью насыщенного раствора монобромнафталина, действовавшего в течение 4 ч.

Лабораторная обработка заключалась в приготовлении давленых препаратов с холодным гидролизом в HCl (1 : 1) в течение 20 мин и окраской по Фёльгену. Рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата.

## Результаты и обсуждение

Полученные результаты приведены в таблице.

*Delphinium middendorffii* (2n=16) впервые исследован кариологически. Это единственный представитель комплекса видов *D. cheilanthum* Fisch. s. l. в европейской Арктике (Юрцев, 1971). Характерной чертой видов этой группы является диплоидность (Löve A., Löve D., 1975). Наше определение служит еще одним подтверждением этого факта. Кариотип включает одну пару спутничных субакроцентриков (см. рисунок, *б*).

Число хромосом 2n=32, единственное приводимое в литературе для *D. elatum* (ХЧЦР,[1] 1969; Löve A., Löve D., 1975; Соколовская, 1970, и др.), определено и нами при изучении образцов из шести популяций в различных пунктах европейского северо-востока. В хромосомном наборе этого вида на нашем материале постоянно присутствует одна спутничная субметацентрическая пара (см. рисунок, *д*).

*Aconitum septentrionale* (=*A. excelsum*) столь же постоянен в отношении хромосомного числа. Образцы из 11 изученных популяций бореальной и арктической областей в пределах рассматриваемой территории — диплоиды (2n=16). Это же число приводится и в многочисленных литературных источниках (ХЧЦР, 1969; Löve A., Löve D., 1975, и др.). Заслуживает внимания тот факт, что число спутничных хромосом (2 пары) в клетках растений из исследуемого нами региона постоянно, в том числе и у границы распространения вида (см. рисунок, *в*). Л. А. Малахова (1979) отмечает наличие 3—4 пар спутничных хромосом у этого вида в горных популяциях Алтая и Кузнецкого Алатау. Существует мнение (Малахова, 1978) о бо́льшей приспособленности к неблагоприятным экологическим условиям растений с бо́льшим числом вторичных перетяжек, а следовательно, и ядрышковых организаторов, что связано с интенсификацией

---

[1] Ссылка на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) приводится в сокращении: ХЧЦР.

Числа хромосом некоторых представителей семейств *Ranunculaceae* и *Paeoniaceae* с территории северо-востока европейской части СССР

| № популяции | Вид, местонахождение и местообитание, дата сбора, номер серии | Число изученных образцов | 2n |
|---|---|---|---|
| | *Paeonia anomala* L. | | |
| 1 | Коми АССР, Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 1 км ниже пос. Нижняя Омра, пойменный смешанный высокотравный лес; 14 VII 1983; Pn 1 * | 1 | 10 |
| | *Aconitum septentrionale* Koelle | | |
| 2 | Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячева, граница приручейного высокотравья и высокотравного ельника; 3 VII 1983; Rn 126 | 3 | 16 |
| 3 | Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, крутой склон левого коренного берега р. Сысолы, травянистый березовый лес; 4 VII 1981; Rn 19 | 3 | 16 |
| 4 | Г. Сыктывкар, 2—3 км к западу от ж.-д. вокзала, высокотравный приручейный смешанный лес; 1 VII 1981, 30 VI 1983, 1 VII 1983, 22 VII 1983; Rn 14, 124, 125, 130 | 12 | 16 |
| 5 | Сыктывдинский р-н, около 5 км к востоку от дер. Коччойяг, высокотравный еловый лес; 10 VII 1981, 8 VII 1983; Rn 34, 127 | 12 | 16 |
| 6 | Там же, правый берег р. Вычегды, у дер. Гавриловки, высокотравный приручейный осиновый лес; 31 VII 1982; Rn 109 | 3 | 16 |
| 7 | Ухтинский р-н, окр. пос. Водный, редкостойный травянистый березовый лес; 12 VIII 1982; Rn 116 | 3 | 16 |
| 8 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 0.5 км ниже пос. Нижняя Омра, кустарниково-травянистые заросли у подножия известняковых скал; 14 VII 1983; Rn 128 | 3 | 16 |
| 9 | Там же, в 1 км ниже поселка, пойменный смешанный кустарниково-высокотравный лес; 14 VII 1983; Rn 129 | 10 | 16 |
| 10 | Воркутинский р-н, бассейн р. Усы, левый берег р. Кечпель, около 1 км выше устья, кустарниково-травянистые заросли в пойме по склонам; 30 VII 1983; Rn 131 | 3 | 16 |
| 11 | Там же, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, за островом Саради, травянистый ивняк; 31 VII 1983; Rn 132 | 3 | 16 |
| 12 | Архангельская обл., Ненецкий авт. округ, левый берег р. Адзьвы, около 1 км ниже истока, редина в высокотравном пойменном ивняке; 5 VIII 1983; Rn 133 | 8 | 16 |
| 13 | Воркутинский р-н, система Харбейтских озер, восточный берег оз. Большое Харбейто, сырой вейниковый луг на границе ивняка; 5 VIII 1983; Rn 134 | 2 | 16 |
| | *Actaea erythrocarpa* Fisch. | | |
| 14 | Сыктывдинский р-н, около 5 км к востоку от дер. Коччойяг, высокотравный еловый лес; 10 VII 1983; Rn 35 | 1 | 16 |
| | *Actaea spicata* L. | | |
| 15 | Сыктывдинский р-н, 20-й км Сысольского шоссе у дер. Соколовки (Убшор), еловый травянистый лес; 29 VII 1981; Rn 54 | 1 | 16 |
| 16 | Г. Сыктывкар, около 5 км к западу от ж.-д. вокзала, травянистый ельник; 4 VIII 1982; Rn 111 | 1 | 16 |
| | *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb. | | |
| 17 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, южнее пос. Нижняя Омра, склоны коренного берега, кустарниково-травянистое редколесье; 4, 5 VI 1982; Rn 70, 71 | 4 | 16 |
| | *Atragene sibirica* L. | | |
| 18 | Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, крутой склон левого коренного берега р. Сысолы, травянистый березовый лес; 4 VII 1981; Rn 18 | 1 | 16 |

* Далее, при расположении пункта в пределах Коми АССР, название республики не приводится. Фамилии коллекторов указаны в предыдущих публикациях (Лавренко, Сердитов, 1984а, б).

| № популяции | Вид, местонахождение и местообитание, дата сбора, номер серии | Число изученных образцов | 2n |
|---|---|---|---|
| 19 | Г. Сыктывкар, 2—3 км к западу от ж.-д. вокзала, еловый высокотравный приручейный лес. 9 VII 1981; Rn 28 | 1 | 16 |
| | *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz. | | |
| 20 | Троицко-Печорский р-н, р. Сойва, около 4 км ниже пос. Нижняя Омра, в реке между камней; 12 VII 1983; Rn 135 | 1 | 32 |
| 21 | Там же, около 0.5 км ниже поселка, небольшая старица в пойме; 14 VII 1983; Rn 136 | 2 | 32 |
| 22 | Пос. Троицко-Печорск, южная окраина, ручей Диньёль, в воде у моста; 15 VII 1983; Rn 137 | 1 | 32 |
| | *Caltha palustris* L. | | |
| 23 | Г. Сыктывкар, 2—3 км к западу от ж.-д. вокзала, высокотравный приручейный сероольшатник; 26 V 1983; Rn 122 | 6 | 32 |
| 24 | Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячева, выходы ключей в приручейном сероольшатнике; 29 V 1983; Rn 123 | 1 | 32 |
| | *Delphinium elatum* L. | | |
| 25 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 1 км ниже пос. Нижняя Омра, пойменный смешанный кустарниково-высокотравный лес; 14 VII 1983; Rn 138 | 3 | 32 |
| 26 | Г. Сыктывкар, около 2 км к западу от ж.-д. вокзала, высокотравье на поляне в сероольшатнике по склонам к ручью; 22 VII 1983; Rn 139 | 10 | 32 |
| 27 | Сыктывдинский р-н, 42-й км Сысольского шоссе, южнее пос. Разгорт, пойма р. Сопью, высокотравный сероольшатник; 23 VII 1983; Rn 140 | 1 | 32 |
| 28 | Воркутинский р-н, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, за островом Саради, злаковый луг по склонам в долину реки у нижней границы ивняка; 31 VII 1983; Rn 141 | 2 | 32 |
| 29 | Там же, правый берег р. Воркуты, 2—3 км выше пос. Цементнозаводский, травянисто-ивняковые заросли по склонам в долину ручья, выходы известняков; 2 VII 1983; Rn 142 | 4 | 32 |
| 30 | Архангельская обл., Ненецкий авт. округ, система Падимейских озер, северное побережье оз. Лолокулига, кустарниково-травянистые склоны к воде; 5 VIII 1983; Rn 143 | 2 | 32 |
| | *D. middendorffii* Trautv. | | |
| 31 | Воркутинский р-н, правый берег р. Воркуты, 2 км выше пос. Цементнозаводский, известняковое обнажение; 19 VII 1982, 2 VIII 1983; Rn 107, 144 | 3 | 16 |
| | *Ranunculus acris* L. | | |
| 32 | Прилузский р-н, 2 км к востоку от с. Объячева, луг по склону в долину ручья; 3 VII 1983; Rn 146 | 2 | 14 |
| 33 | Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, крутой склон левого коренного берега р. Сысолы, граница ельника и луга; 3 VII 1981; Rn 17 | 1 | 14 |
| 34 | Г. Сыктывкар, около 3 км к западу от ж.-д. вокзала, луг на опушке ельника по склонам к ручью; 18 V 1982, 1 VII 1983; Rn 78, 145 | 8<br>1 | 14<br>28 |
| 35 | Там же, около 2 км к западу от ж.-д. вокзала, луг по склонам в долину ручья; 22 VII 1983; Rn 147 | 6 | 14 |
| 36 | Ухтинский р-н, окр. пос. Водный, луг; 17 VII 1982; Rn 121 | 2 | 14 |
| 37 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 0.5 км ниже пос. Нижняя Омра, луг по известняковому берегу реки; 28 VI 1982, 14 VII 1983; Rn 106, 148 | 4<br>4 | 28<br>14 |
| | *R. borealis* Trautv. | | |
| 38 | Г. Сыктывкар, около 2 км к западу от ж.-д. вокзала, травянистый ельник с фрагментами сероольшатника; 3 VII 1982, 4 VII 1983; Rn 83, 150 | 5 | 14 |

| № популяции | Вид, местонахождение и местообитание, дата сбора, номер серии | Число изученных образцов | 2n |
|---|---|---|---|
| 39 | Сыктывдинский р-н, 20-й км Сысольского шоссе у дер. Соколовки, еловый травянисто-зеленомошный лес вдоль ручья Уб; 4 VI 1983; Rn 149 | 9 | 14 |
| 40 | Там же, около 5 км к востоку от дер. Коччойяг, высокотравный еловый лес; 10 VII 1981; Rn 33 | 1 | 14 |
| 41 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 2 км ниже пос. Нижняя Омра, елово-березовый травянистый пойменный лес; 23 VI 1982; Rn 98 | 1 | 14 |
| 42 | Там же, около 0.5 км ниже пос. Нижняя Омра, луг по известняковому берегу реки; 14 VII 1983; Rn 148 | 1 | 14 |
| 43 | Воркутинский р-н, около 5 км к северо-западу от пос. Воргашор, осоково-ивняковые берега тундрового озера, ивняк; 5, 8 VII 1982; Rn 85, 89 | 7 | 14 |
| 44 | Там же, около 7 км к востоку от пос. Комсомольск, моховые берега ручья в нижней части обрыва; 4 VIII 1983; Rn 151 | 4 | 14 |
| 45 | Архангельская обл., Ненецкий авт. округ, левый берег р. Аздзьвы, около 1 км ниже истока, луг по склонам к ручью; 5 VIII 1983; Rn 152 | 4 | 14 |
| 46 | Воркутинский р-н, восточный берег оз. Харбейты, травянисто-ивняковые заросли по склонам; 5 VIII 1983; Rn 153 | 2 | 14 |
| 47 | Тюменская обл., Ямало-Ненецкий авт. округ, Полярный Урал, 136-й км железной дороги Сейда-Лабытнанги, склон массива Райиз в долину р. Собь, берега горного ручья, близ воды; 12 VII 1982; Rn 92 | 1 | 14 |
| | *R. gmelinii* DC. | | |
| 48 | Сыктывдинский р-н, 42-й км Сысольского шоссе, южнее дер. Разгорт, долина р. Сопью, луг, в мелких неглубоких водоемах; 23 VII 1983; Rn 154 | 4 | 32 |
| | *R. lapponicus* L. | | |
| 49 | Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры, около 1 км выше пос. Комсомольск, зеленомошный ельник, у мелкого ручья; 27 VI 1982; Rn 103 | 2 | 16 |
| | *R. monophyllus* Ovcz. | | |
| 50 | Г. Сыктывкар, 2—3 км к западу от ж.-д. вокзала, луг на опушке елового леса по склонам к ручью; 26 V 1983; Rn 155 | 4 | 32 |
| 51 | Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячева, сероольшатник в долине ручья, высокотравье; 29 V 1983; Rn 156 | 2 | 32 |
| | *R. pallasii* Schlecht. | | |
| 52 | Воркутинский р-н, окр. пос. Мульда, оз. Сор, образует массовые заросли в прибрежной части по сплавине; 6 VII 1982; Rn 87 | 9 | 32 |
| | *R. polyanthemos* L. | | |
| 53 | Сыктывдинский р-н, окр. пос. Иб, склон левого коренного берега р. Сысолы, луг на опушке ельника; 3 VII 1982; Rn 16 | 1 | 16 |
| 54 | Г. Сыктывкар, около 2 км к западу от ж.-д. вокзала, разнотравный луг по склонам к ручью; 22 VII 1983; Rn 158 | 2 | 16 |
| 55 | Ухтинский р-н, пос. Водный, луг; 11 VIII 1982; Rn 115 | 3 | 16 |
| 56 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Сойвы, около 4 км ниже пос. Нижняя Омра, луг в пойме с выходами известняков; 12 VII 1983; Rn 157 | 7 | 16 |
| | *R. repens* L. | | |
| 57 | Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячева, сероольшатник в долине ручья, у воды; 3 VII 1983; Rn 159 | 5 | 32 |

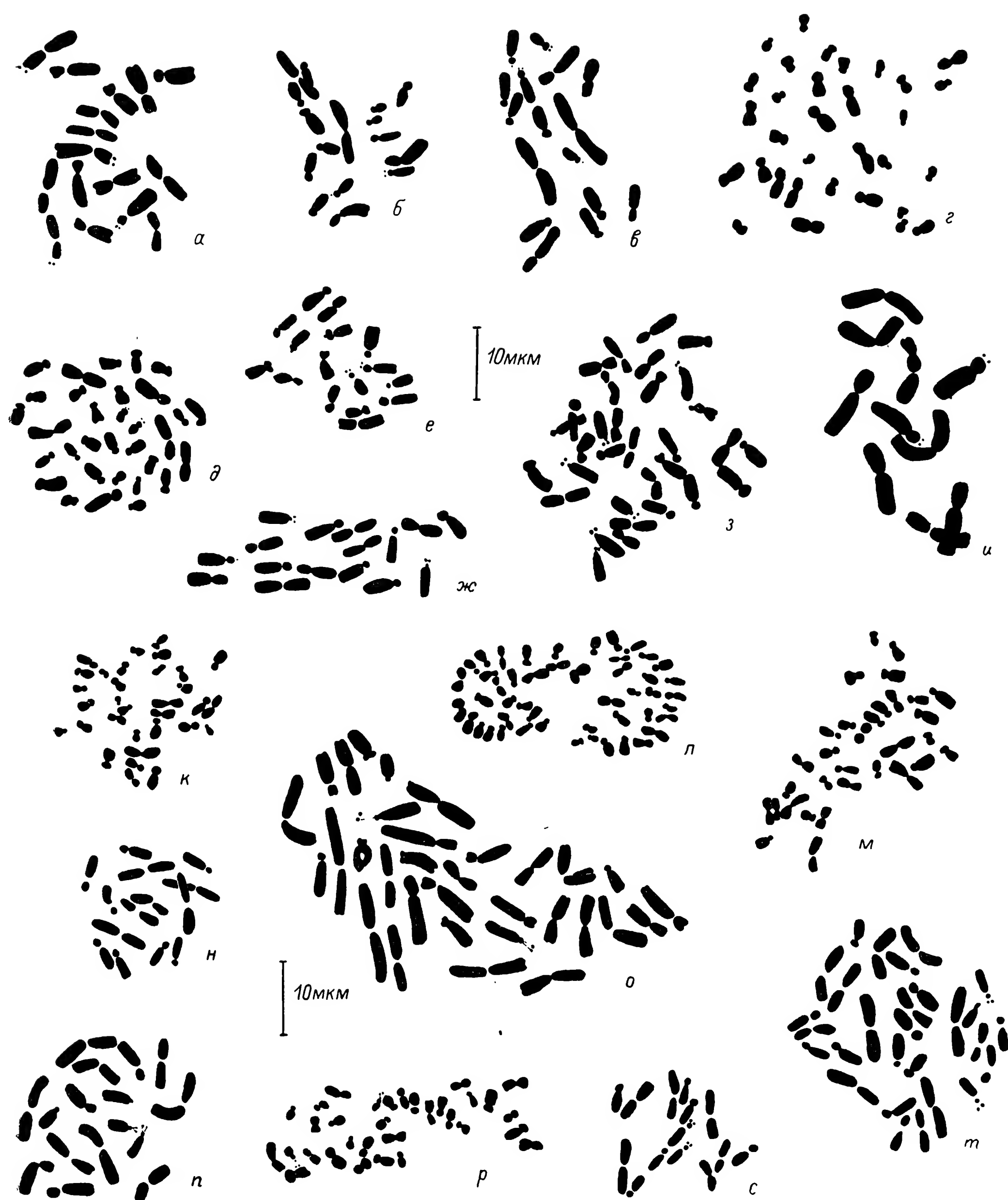
| № популяции | Вид, местонахождение и местообитание, дата сбора, номер серии | Число изученных образцов | 2n |
|---|---|---|---|
| 58 | Г. Сыктывкар, 2—3 км к западу от ж.-д. вокзала, еловый травянистый лес вдоль мелкого ручья. 4 VII 1983; Rn 160 | 3 | 32 |
| 59 | Сыктывдинский р-н, левый берег р. Вычегды, около 8 км к востоку от дер. Коччойяг, ивняк в пойме; 1 VII 1982; Rn 81 | 1 | 32 |
| 60 | Там же, около 6 км к востоку от дер. Коччойяг, сырой еловый травянистый лес, в обводненных мочажинах; 8 VII 1983; Rn 161 | 8 | 32 |
| 61 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Печоры, около 15 км ниже пос. Комсомольск, устье руч. Большой Разбойничий, берег старицы, ивняк; 26 VI 1982; Rn 102 | 1 | 32 |
| 62 | Там же, левый берег р. Сойвы, около 1 км ниже пос. Нижняя Омра, прибрежные осоково-моховые заросли; 14 VII 1983; Rn 162 | 2 | 32 |
| 63 | Пос. Троицко-Печорск, южная окраина, песчаный берег ручья Диньёль; 15 VII 1983; Rn 163 | 1 | 32 |
| 64 | Воркутинский р-н, бассейн р. Усы, левый берег р. Кечпель, около 1 км выше устья, ивняк в пойме; 30 VII 1983; Rn 164 | 1 | 32 |
| 65 | Там же, левый берег р. Усы, против устья р. Воркуты, за островом Саради, высокотравье по берегам ручья; 31 VII 1983; Rn 165 | 3 | 32 |
| 66 | Архангельская обл., Ненецкий авт. округ, система Падимейских озер, северное побережье оз. Лолокулига, песчаный берег; 5 VIII 1983; Rn 166 | 1 | 32 |
| | *R. reptans* L. | | |
| 67 | Сыктывдинский р-н, 5—6 км к востоку от дер. Коччойяг, левый берег р. Вычегды, небольшая зарастающая старица; 8 VII 1983; Rn 167 | 4<br>5 | 32<br>48 |
| | *Trollius europaeus* L. | | |
| 68 | Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячева, луг по крутому склону к ручью; 29 V 1983; Rn 168 | 3 | 16 |
| 69 | Г. Сыктывкар, около 3 км к западу от ж.-д. вокзала, сырой разнотравный луг по склонам к ручью; 16 VI 1982, 3 VI 1983; Rn 77, 169 | 13 | 16 |
| 70 | Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Печоры, около 15 км ниже пос. Комсомольск, устье руч. Большой Разбойничий, пойменный луг; 26 VI 1982; Rn 101 | 2 | 16 |

продукции рибосомальной РНК. В нашем случае при участии видов рода *Aconitum* в арктических экосистемах, условия которых для него являются «крайними», видимого увеличения числа рибосомальных генов не происходит. Проблема адаптивности спутничного полиморфизма в этой связи нуждается в дальнейшем теоретическом осмыслении.

*Caltha palustris*, исследованная в таежной зоне (см. рисунок, *г*), имеет обычное для европейских популяций число 2n=32 (ХЧЦР, 1969, и др.).

У *Batrachium kauffmannii* (2n=32) число хромосом определено впервые (см. рисунок, *к*). Подобная кариологическая раса часто встречается у *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch, к которому очень близок исследованный нами вид.

Анализ кариологических данных, полученных для представителей рода *Ranunculus*, целесообразно начать с *R. gmelinii*. Вид характеризуется полиморфизмом по числу хромосом, при этом встречаются расы с 2n=16, 24 и 32 (ХЧЦР, 1969; Соколовская, 1970; Жукова, 1980, 1982; Жукова, Петровский, 1977; Водопьянова, Крогулевич, 1981, и др.). Намечающиеся морфологические различия двух основных кариологических рас с 2n=16 и 32, по нашему мнению, не дают пока достаточного основания для их таксономического разделения. Неясными остаются и географические закономерности в распределении этих двух цитотипов. Отметим только, что на исследованной нами территории раса с 2n=16 обнаружена в арктической зоне (Соколовская, 1970), наше определение




Метафазные пластинки изученных видов.

*а* — *Adonis sibirica* (2n=16); *б* — *Delphinium middendorffii* (2n=16); *в* — *Aconitum septentrionale* (2n=16); *г* — *Caltha palustris* (2n=32); *д* — *Delphinium elatum* (2n=32); *е* — *Trollius europaeus* (2n=16); *ж* — *Ranunculus polyanthemos* (2n=16); *з* — *R. repens* (2n=32); *и* — *Paeonia anomala* (2n=10); *к* — *Batrachium kauffmanni* (2n=32); *л* — *Ranunculus reptans* (2n=48); *м* — *R. reptans* (2n=32); *н* — *R. acris* (2n=14); *о* — *R. pallasii* (2n=32); *п* — *R. lapponicus* (2n=16); *р* — *R. gmelinii* (2n=32); *с* — *R. borealis* (2n=14); *т* — *R. acris*×*R. borealis* (2n=28).

—2n=32 — приурочено к таежной зоне. У исследованных нами образцов в кариотипе имеется одна спутничная пара хромосом (см. рисунок, *р*).

Обнаруженные нами числа хромосом у *R. lapponicus* (2n=16) и *R. pallasii* (2n=32) соответствуют литературным данным (ХЧЦР, 1969; Löve A., Löve D., 1975; Жукова, Петровский, 1977; Жукова, 1982, и др.). Систематическую близость этих двух видов отмечали многие авторы. П. Н. Овчинников (1937) относит их к секции *Coptidium* (Prantl) Ovcz. в пределах подрода *Auricomus* Spach, а A. и D. Löve (1961) рассматривают их в качестве представителей отдельного рода *Coptidium* Beurl., название которого, однако, не было действительно обнародовано (Черепанов, 1973). По нашему мнению, как морфологические, так и кариологические особенности *R. lapponicum* и *R. pallasii* дают основание противопоставить их видам подрода *Auricomus* в пределах рода *Ranunculus*. Строение плодиков (орешков) рассматриваемых видов очень специфично; их хромосомы — одни из самых крупных в роде (см. рисунок, *о*, *п*). Кариотипы же видов, относящихся к подроду *Auricomus*, составлены из очень мелких хромосом. В качестве примера можно привести наборы у *R. auricomus* (Журавлева, Малахова, 1983), *R. reptans*, *R. gmelinii*. Таксон, включающий *R. pallasii* и *R. lapponicus*, должен, на наш взгляд, иметь подродовой ранг — *Ranunculus* L. subgen. *Coptidium* (Prantl) L. Benson.

Для видов *R. acris* и *R. borealis* в литературе приводятся разнообразные хромосомные числа: 2n=14, 28, 42 (ХЧЦР, 1969, и др.).

Большинство изученных нами образцов оказалось диплоидным с 2n=14 (см. рисунок, *н*, *с*), однако в двух популяциях *R. acris* были обнаружены растения с четвертным набором хромосом (2n=28). В окрестностях г. Сыктывкара тетраплоидная особь была встречена лишь однажды, в долине же р. Сойвы участие таких растений в сложении популяции было весьма значительным (см. таблицу). По нашему мнению, мы имеем дело с амфитетраплоидами, образовавшимися в результате гибридизации *R. acris* и *R. borealis*. Это подтверждает анализ хромосомного набора у предполагаемого гибрида (см. рисунок, *т*). В его составе наблюдаются две спутничные пары, причем морфология спутников различна: одна пара хромосом имеет крупные спутники, у другой — они мелкие, точечные. Первый тип спутничных хромосом обнаружен также нами в хромосомных наборах *R. borealis* (см. рисунок, *с*), второй часто встречается у *R. acris* (см. рисунок, *н*) при исследовании образцов из популяций в окрестностях Сыктывкара и Ухты. Морфологически тетраплоидные образцы сочетали признаки предполагаемых родителей. Вышеприведенные доводы, по нашему мнению, указывают на необходимость амфиплоидного усвоения хромосомных наборов для стабилизации гибридов *R. acris* и *R. borealis*.

Единственным достоверным числом хромосом у *R. polyanthemos*, по-видимому, является 2n=16, хотя возможно присутствие так называемых В-хромосом сверх основного набора (Baltisberger, 1982; Агапова, Земскова, 1983; Журавлева, Малахова, 1983). Кариотип этого вида обычно включает две пары спутничных хромосом: спутники располагаются на телоцентриках и субакроцентриках или акроцентриках. На нашем материале мы наблюдали такое же число и распределение сателлитов (см. рисунок, *ж*).

По-иному обстояло дело в случае с *R. repens*. В одной из популяций (окрестности с. Объячево) мы наблюдали 3 спутничные пары, причем все они относились к классу телоцентрических (см. рисунок, *з*). В литературе до сих пор известны цитотипы вида с одной (Агапова, 1981) или двумя (Журавлева, Малахова, 1983) хромосомными парами, несущими спутники.

При исследовании популяций *R. reptans* в среднем течении р. Вычегды обнаружены две кариологические расы: тетраплоидная (2n=32) и гексаплоидная (2n=48). Число 2n=48 приводится для вида впервые, ранее было известно только 2n=32 (ХЧЦР, 1969; Löve A., Löve D., 1975). Обе расы произрастали совместно по берегу старицы с песчаным дном. Гексаплоиды отличались несколько более крупными размерами всех частей растений. Происхождение их, по-видимому, связано с оплодотворением нередуцированной яйцеклетки нормальным сперматозоидом (n=16). Возможно, что в данном случае потомок оказался вполне фертильным, так как наблюдалось нормальное цветение и образование плодов. На рисунке (*л*, *м*) приведены метафазные пластинки обеих кариологических рас.

У *Paeonia anomala* обнаружено 2n=10, соответствующее литературным данным (Löve A., Löve D., 1975). На рисунке (*и*) представлен хромосомный набор вида с одной парой спутничных хромосом.

На рисунке (*а*, *е*) приведены метафазные пластинки *Adonis sibirica* (2n=16) и *Trollius europaeus* (2n=16), числа хромосом которых не отличаются от имеющихся в литературе. Постоянство хромосомных чисел можно констатировать и у *Atragene sibirica* (2n=16), *Actaea erythrocarpa* (2n=16), *A. spicata* (2n=16).

В результате проведенного исследования установлено следующее:

1) Числа хромосом у большинства видов *Ranunculaceae* стабильны.

2) Кариологическая дифференциация обнаружена у видов *Ranunculus gmelinii*, *R. acris*, *R. reptans*.

3) *R. gmelinii* представлен на исследованной нами территории популяциями с 2n=16 (Соколовская, 1970) и 2n=32. Таксономическое разделение двух кариологических рас пока преждевременно.

4) В популяциях *R. acris* (2n=14) встречаются 28-хромосомные особи, являющиеся амфиплоидными гибридами этого вида и *R. borealis* (2n=14).

5) У *R. reptans* в одной популяции обнаружены особи с 2n=32 и 2n=48. Гексаплоид, вероятно, происходит от оплодотворения нередуцированной яйцеклетки нормальным сперматозоидом (n=16).

6) Морфологическая и кариологическая близость *R. lapponicus* и *R. pallasii* дает основание относить их к одному таксону подродового ранга.

## ЛИТЕРАТУРА

*Агапова Н. Д.* Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 483—493. — *Агапова Н. Д., Земскова Е. А.* Исследование кариотипа *Ranunculus polyanthemos* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1983; т. 68, № 3, с. 336—341. — *Водопьянова Н. С., Крогулевич Р. Е.* О видах рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Средней Сибири. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1484—1488. — *Жукова П. Г.* Хромосомные числа некоторых растений южной Чукотки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 51—59. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 360—365. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений западной Чукотки. III. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1215—1223. — *Журавлева Е. А., Малахова Л. А.* Кариологический анализ видов лютиков рода *Ranunculus*. — Цитология, 1983, т. 25, № 1, с. 83—90. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Числа хромосом представителей семейства *Ranunculaceae* северо-востока европейской части СССР (Коми АССР) и Тюменской области. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 4, с. 555—556. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Числа хромосом представителей семейств *Paeoniaceae* и *Ranunculaceae* северо-востока европейской части СССР (Коми АССР). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 12, с. 1704—1705. — *Малахова Л. А.* Популяционная цитогенетика цветковых растений. — В кн.: Итоги науки и техники, общая генетика, 3. Эволюционная и популяционная генетика. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1978, с. 92—129. — *Малахова Л. А.* Полиморфизм спутничных хромосом борца высокого (*Aconitum excelsum*) в горных популяциях Западной Сибири. — Цитология, 1979, т. 21, № 9, с. 1094—1099. — *Мартыненко В. А.* Сем. *Ranunculaceae* Juss. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1976, с. 9—40. — *Овчинников П. Н.* Род *Ranunculus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 351—509. — *Соколовская А. П.* Кариологическое исследование флоры бассейна р. Усы (Коми АССР). — Вестн. ЛГУ, 1970, № 9, Биология, вып. 2, с. 106—114. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 369—381. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Юрцев Б. А.* Род *Delphinium* L. — В кн.: Арктическая флора СССР, вып. 6. Л.: Наука, 1971, с. 141—155. — *Baltisberger M.* Die Artengruppe des *Ranunculus polyanthemos* L. in Europa. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1982, Bd 90, Hf 3—4, S. 143—188. — *Löve A., Löve D.* Some nomenclatural changes in the European flora. I. Species and Supraspecific categories. — Bot. Not. (Lund), 1961, vol. 114, № 1, p. 33—47. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz: 1975. 598 p.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 17 II 1984.

---

УДК 578.885.23 : 581.481 : 582.736 Бот. журн., т. 70, № 10

А. И. Здруйковская-Рихтер

# РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ИЗОЛИРОВАННЫХ ЗАРОДЫШЕЙ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ IN VITRO

A. I. ZDRUIKOVSKAYA-RIKHTER. THE GROWTH AND DIFFERENTIATION OF ISOLATED EMBRYOS OF BEAN PLANTS IN VITRO

Были выявлены возможности нормального роста и дифференциации зародышей *Pisum sativum*, *Laburnum anagyroides* и *Colutea cilicica* in vitro, изолированных на ранних стадиях развития. Исследовали влияние питательной среды Уайта (1949) с разными добавками, а также жидкого содержимого зародышевого мешка. Установлено, что на среде Уайта с гидролизатом казеина (200 мг/л), гиббереллловой кислотой в разных концентрациях и другими добавками зародыши на 2—3-й день теряли зеленую окраску и погибали. Нормальный рост и дифференцировку зародышей наблюдали только под влиянием клеточного сока зародышевых мешков, содержащего ядра эндосперма. В этом случае отмечены задержка процессов развития зародышей в проростки и стимуляция эмбриогенеза в культуре. Показано, что содержимое зародышевых мешков богато питательными и физиологически активными веществами, выявленными методами гистохимии (Цингер, 1958; Поддубная-Арнольди и др., 1961), а также витаминами группы В, наличие которых определяли методом индикаторных дрожжевых культур (Кахидзе, Медведева, 1956).

Культура зародышей, изолированных на ранних этапах эмбриогенеза, привлекает к себе большое внимание исследователей (Norstog, 1961, 1965, 1967; Norstog, Smith, 1963; Zenkteler e. a., 1961; Raghavan, Torrey, 1963; Raghavan, 1977; Monnier, 1968, 1973, 1976; Понтович, 1970, 1978; Батыгина, Бутенко, 1981; Васильева, Батыгина, 1981, и др.). Анализ литературы показал, что зародыши, изолированные на ранних этапах развития, трудно поддаются культуре. Так, в опытах с ячменем (Chang, 1963) зародыши, не достигнув нормальных размеров, приступали к формированию проростка. У зародышей ячменя длиной 0.5 мм на среде Уайта с кокосовым молоком и другими добавками был отмечен рост, завершившийся образованием каллусной ткани и органогенезом в ней (Norstog, 1961). У большей части зародышей ячменя, еще не дифференцированных или в начале дифференциации, наблюдали каллусный рост без закладки побегов и корней (Norstog, Smith, 1963). Позднее Norstog (1965, 1967) удалось несколько нормализовать формирование зародышей, используя питательную среду с большим содержанием фосфата и повышенными концентрациями солей калия. В этих условиях зародыши нормально увеличивались в 4.5 раза. Деление клеток и дифференциация были вызваны и у зародышей *Capsella bursa-pastoris* (Raghavan, Torrey, 1963), изолированных в шаровидной стадии и стадии сердечка, культивируемых на среде с кинетином, аденином и индолилуксусной кислотой. Однако при дальнейшем культивировании рост зародышей проходил за счет атипического разрастания тканей с закладкой корневых и стеблевых примордиев. Зародыши *C. bursa-pastoris* шаровидной стадии достигали in vitro стадии раннего сердечка, но их ткани позже также подвергались атипическому разрастанию (Monnier, 1968). Зародыши *Dendrophthae falcata*, изолированные на шаровидной стадии, при выращивании на среде Уайта с добавками достигали стадии сердечка, у некоторых из них образовались семядоли. Однако во многих случаях на поверхности зародышей возникла каллусная ткань (Johri, Bajaj, 1963). Это наблюдали у зародышей *Cuscuta reflexa* (Maheshwari, Baldev, 1961), *Santalum album* (Rao, 1965) и др. Зародыши *Hevea brasiliensis* шаровидные и в стадии сердечка в культуре не развивались. К прорастанию способны были только зародыши, достигшие почти зрелого состояния (Muzik, 1956). Попытки культивировать зародыши *Daucus carota* шаровидные и более поздних стадий в присутствии в среде различных физиологически активных веществ тоже не были успешными (Zenkteler e. a., 1961). Благодаря использованию сбалансированного раствора солей на основе среды Мурасиге и Скуга впервые удалось получить растения из эмбрионов *Capsella bursa-pastoris*, изолированных на шаровидной стадии развития. Делается вывод о формообразовательном значении минеральных солей (Monnier, 1973).

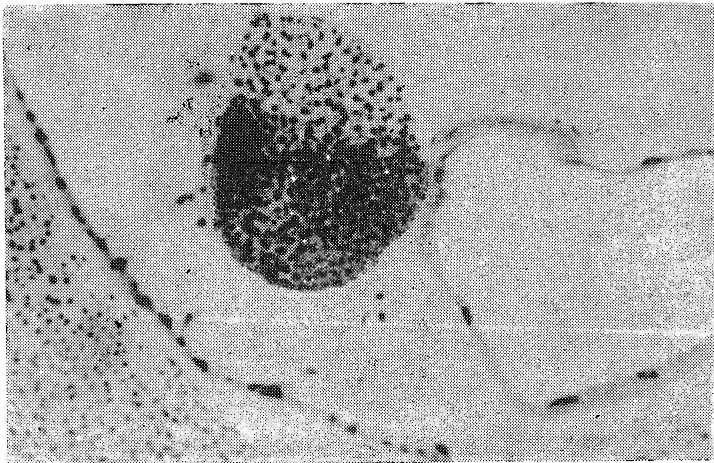


Рис. 1. Фрагмент зародышевого мешка *Pisum sativum* с зародышем, находящимся на ранней стадии развития, подвеском и ядрами эндосперма.

В опытах с зародышами видов рода *Paeonia* (Батыгина, Бутенко, 1981), изолированными на ценоцитно-клеточной и шаровидной стадиях, не отмечены рост и развитие зародышей указанных стадий. Однако в течение 2—3 недель они сохраняли в культуре свою жизнеспособность. При дальнейшем их культивировании у первых обнаружено развитие каллуса, а шаровидные зародыши в большинстве случаев гибли. Иначе вели себя зародыши, помещенные в культуру в стадии сердечка. Они развивались in vitro в нормальные проростки.

У зародышей рода *Nelumbo* (Васильева, Батыгина, 1981) в культивируемых семяпочках в возрасте 1—4 дней и в изолированном состоянии в возрасте 3—6 дней после опыления, когда происходят in vivo интенсивный рост зародышей в длину и дифференциация семядолей, не обнаружена способность к развитию на использованных средах.

Таким образом, из краткого обзора литературных данных по культуре изолированных незрелых зародышей видно, что для некоторых видов растений удалось стимулировать рост и дифференциацию зародышей в культуре in vitro Однако они редко достигали окончательного эмбрионального роста и дифференциации. Следовательно, изучение зародышей ранних стадий развития в культуре in vitro по-прежнему является актуальным.

В литературе имеются данные о положительном влиянии на молодые зародыши сложных комплексов веществ натуральной природы: эндоспермов и диффузатов из них (van Overbeek e. a., 1942; Ziebur, Brink, 1951; Nakajima 1958; Здруйковская-Рихтер, 1972, 1980), экстрактов из разных частей растительного организма и других естественных продуктов (Kent, Brink, 1947; Croix e. a., 1962; Nakajima, 1962; Понтович, 1978). Мы исследовали влияние содержимого оплодотворенных зародышевых мешков *Pisum sativum* на зародыши бобовых растений.

Основной целью проведенного иследования было выявить возможности стимуляции нормального эмбриогенеза и задержки преждевременного формирования проростка in vitro, приводящего обычно к развитию неполноценных растений.

Ряд авторов отмечают, что зародышевые мешки крестоцветных (Калинин. 1956; Иоффе, 1957, и др.), бобовых, в частности люпина (Паламарчук, 1959), и других растений заполнены, кроме эндосперма, значительным количеством жидкости. По нашим данным, у *P. sativum* в процессе развития семяпочки бóльшую часть зародышевого мешка занимает вакуоль с клеточным соком. Эндосперм расположен вокруг зародыша и в пристенном слое зародышевого мешка в виде тонкой пленки, которая на ранних этапах развития семяпочки состоит из эндоспермальных ядер (рис. 1). По мере роста семяпочки увеличиваются и размеры зародышевого мешка, в нем становится больше жидкой фрак

ции. Наибольшее ее количество наблюдали в период начала дифференцировки осевых органов зародыша.

Представляло интерес исследовать содержимое жидкой зоны зародышевого мешка и выяснить ее значение для развивающегося зародыша при моделировании в культуре in vitro.

### Материал и методика

Основным объектом нашего исследования был *Pisum sativum*, сорт Карлик сахарный. Частично также изучали *Laburnum anagyroides* и *Colutea cilicica*, произрастающих на территории Никитского ботанического сада.

Опыт проводили в асептических условиях. Поверхность плодов обрабатывали этиловым спиртом и затем обжигали. Последующие операции по изолированию семяпочек, молодых семян и зародышей и извлечению жидкости из зародышевых мешков осуществляли в настольном боксе с помощью стереоскопического микроскопа МБС-1.

Нам удалось провести эксперименты с зародышами, полученными от свободного опыления разных стадий развития. Однако в большей части опытов использовали молодые зародыши: в стадиях шаровидной, сердечка, а также зародыши с небольшими семядолями и зародышевыми корешками без морфологически выраженного стеблевого апекса и в разные периоды его формирования. Эти зародыши, вероятно, можно отнести к ранней, средней и поздней стадиям торпеды. По сравнению со зрелыми зародышами они были очень малы (рис. 2, *А*, *г*, *стрелка*). Зародыши *Pisum sativum* на ранних стадиях довольно крупны и имеют зеленую окраску, что облегчает работу по их извлечению и пересадке на питательные среды.

Для культуры использовали четыре варианта питательной среды:

1. Среда Уайта (1949) с агаром Difco (0.3—0.5 %) и 4 %-ной сахарозой. Она являлась основной питательной средой (Ос).
2. Ос с добавками различных физиологически активных веществ.
3. Ос с содержимым зародышевых мешков *P. sativum*.
4. Содержимое зародышевых мешков без разбавления Ос.

1-й и 2-й варианты составов среды вместе с добавками автоклавировали, в 3-ем автоклавированию подвергали только Ос и после ее охлаждения до 40—50° (приблизительно) к ней добавляли содержимое зародышевых мешков молодых семян *P. sativum*. После затвердения среды на ее поверхность помещали зародыши.

Для 4-го варианта среды жидкое содержимое зародышевых мешков вместе с ядрами эндосперма извлекали асептически с помощью тонко оттянутой пипетки и переливали в стерилизованные пробирки с мостиками из фильтровальной бумаги, на которые затем помещали зародыши. Культуры содержали при температуре 24—25 °С и естественном освещении.

До начала культивирования в содержимом зародышевых мешков определяли визуально с помощью качественных гистохимических реакций наличие аминокислот, белков, жиров, крахмала и др. Аминокислоты выявляли нингидрином, белки — биуретовой реакцией, жиры — суданом 3, крахмал — раствором Люголя, редуцирующие сахара определяли фелинговой жидкостью, сульфгидрильные соединения — ацетатом цинка и нитропруссидом натрия, аскорбиновую кислоту — подкисленным раствором азотнокислого серебра, пероксидазу — гвояколом.

Определение указанных веществ проводили на предметных стеклах, на которых содержимое зародышевых мешков смешивали с тем или иным реактивом (1 : 1). По интенсивности реакции судили о содержании определяемых веществ.

В извлеченном содержимом зародышевых мешков в период начала дифференцировки осевых органов зародыша было выявлено присутствие аминокислот, редуцирующих сахаров, гетероауксина, пероксидазы, сульфгидрильных соединений.

Кроме указанных веществ, с помощью метода индикаторных дрожжевых культур в жидкой части зародышевых мешков *P. sativum* было обнаружено 6 витаминов группы В (тиамин, пиридоксин, биотин, инозит, пантотеновая и никотиновая кислоты).

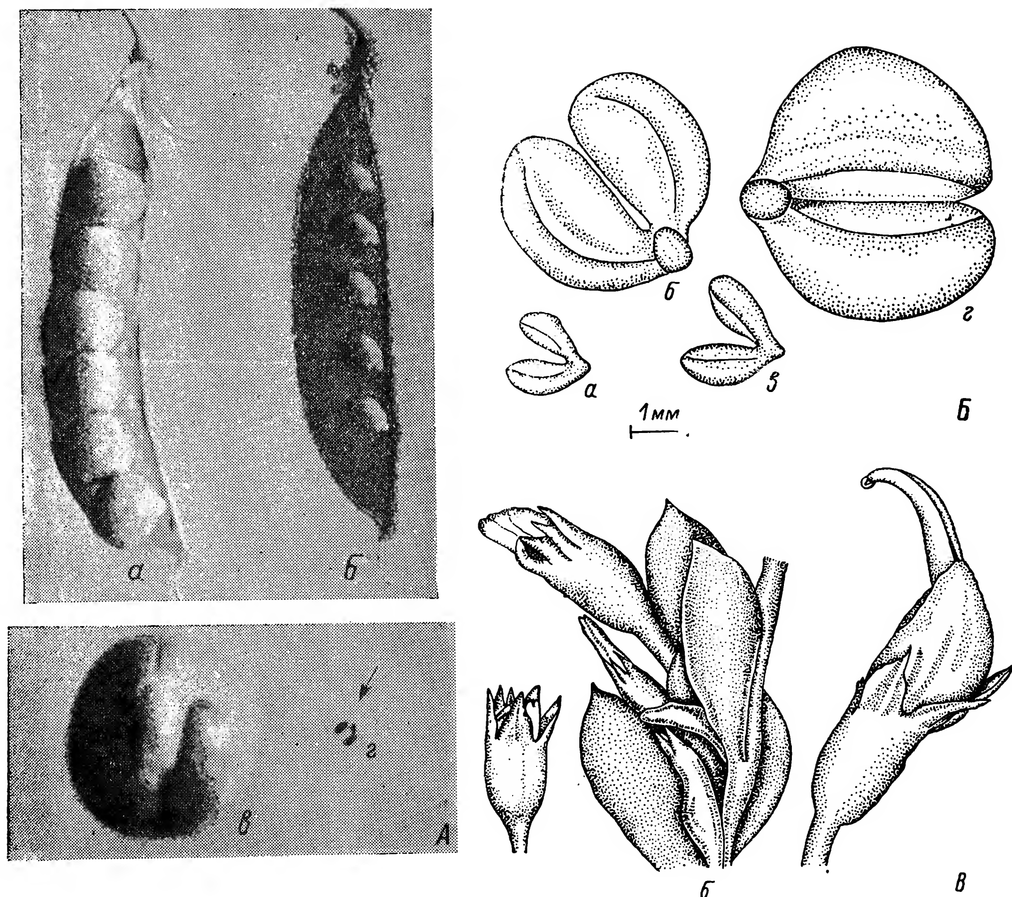



**Рис. 2.** Нормальный рост зародышей *Pisum sativum* под влиянием содержимого зародышевых мешков in vitro.

*А* — бобы: *а* — зрелый, *б* — незрелый. Зародыши были очень незначительных размеров (*г*), во много раз меньше зрелых зародышей (*в*); *Б* — зародыши: *а*, *в* — перед культивированием; *б*, *г* — после культивирования в течение недели; *В* — проросток *Pisum sativum*, достигший in vitro генеративной стадии развития (*а*), и его цветки (*б*).

## Результаты и обсуждение

Всего в экспериментах — 433 зародыша, которые в культуре in vitro вели себя различно в зависимости от начальной стадии развития и используемой питательной среды.

Зародыши *Pisum sativum* на Ос. На Ос, составленной по Уайту с 4 %-ной сахарозой и агаром Difco, культивировали 78 зародышей, 52 из них были ранних стадий развития. В условиях этой среды у зародышей, не дифференцированных (стадии шаровидная и сердечка), а также расчлененных на семядоли и зародышевые корешки без морфологически выраженной стеблевой меристемы, наблюдали полное отсутствие роста и развития. Они через 2—3 дня теряли зеленую окраску, становились белыми и дегенерировали. Дифференцированные зародыши, с четко обозначенным морфологически стеблевым апексом, имеющим от одной трети до половины окончательного объема, увеличивались в размерах и начинали прорастать с сохранением зеленой окраски.

Зародыши *P. sativum* на Ос с гиббереллововой кислотой. В опыте — 94 зародыша. Гиббереллову кислоту вносили в среду в трех концентрациях: 1 мкг/л, 1 и 10 мг/л. На Ос и в присутствии гибберелловой кислоты всех указанных концентраций у зародышей ранних стадий и разной степени дифференцированных (2.2—2.5 мм дл.) рост и развитие отсутствовали. Зародыши быстро теряли зеленую окраску и гибли, в то время как зародыши, достигшие

полной дифференциации и половины окончательного объема и более, сохраняли зеленую окраску и начинали прорастать, образуя нормальные проростки.

Зародыши *P. sativum* на Ос с гидролизатом казеина и другими добавками. Исследовали поведение зародышей на среде, в которую вносили 200 мг/л гидролизата казеина, 200 мг/л гидролизата казеина совместно с 10 мг/л гибберелловой кислоты, 50 мг/л аскорбиновой кислоты, 1 мг/л кинетина совместно с 0.5 мг/л β — индолилуксусной кислотой и др. В экспериментах было 78 зародышей.

В опытах с гидролизатом казеина, а также при совместном внесении в среду гидролизата казеина и гибберелловой кислоты в указанных концентрациях, как и в предыдущих экспериментах, не обнаруживали роста и развития, зародыши становились белыми и гибли. Аналогичный результат получен и на среде с аскорбиновой кислотой.

В опытах по совместному действию кинетина и индолилуксусной кислоты на зародыши в стадии сердечка и ранней торпедовидной стадии (длина зародышей 2—2.5 мм) в 50 % случаев отмечено атипическое разрастание корешка. У некоторых зародышей это наблюдали и на Ос без добавления физиологически активных веществ. Нормальное развитие в проростки и здесь отмечалось у зародышей, помещенных в культуру в стадиях, близких к окончательному развитию и объему.

Зародыши *P. sativum* на Ос с содержимым зародышевых мешков. В этом опыте — 85 зародышей. Из них 10 зародышей культивировали на Ос без добавок, 58 — на Ос, разбавленной содержимым зародышевых мешков по объему (2 : 1 и 2 : 0.5—2-й и 3-й варианты среды) и 17 зародышей были помещены в пробирки с неразбавленным содержимым зародышевых мешков *P. sativum* (4-й вариант среды) на мостике из фильтровальной бумаги.

В условиях Ос наблюдали рост и формирование проростков из зародышей, помещенных в культуру в дифференцированном состоянии, достигших половины и более окончательного объема.

На Ос с жидким содержанием зародышевых мешков зародыши в стадиях шаровидной и сердечка подвергались каллусоподобному разрастанию. У зародышей средней и поздней торпедовидных стадий наблюдали разрастание стеблевой меристемы и дегенерацию семядолей, или у некоторых наряду с дегенерацией семядолей имело место развитие миниатюрных нежизнеспособных проростков из осевых органов.

В пробирках, содержащих питательную жидкость, извлеченную из зародышевых мешков без разбавления Ос, зародыши сохраняли зеленую окраску и продолжали нормальный эмбриогенез, увеличивая в несколько раз свой объем (рис. 2, *Б*). В этих условиях нормальные рост и дифференцировку продолжали также в культуре и зародыши ранних стадий развития (стадия сердечка).

Зародыши *P. sativum* и других бобовых растений на жидком содержимом зародышевых мешков. Опыт проводили на 108 зародышах (см. таблицу) в стадии сердечка и в разных стадиях дифференциации до средней стадии торпеды. Из таблицы видно, что все зародыши, помещенные в пробирки с содержимым зародышевых мешков *P. sativum*, продолжали нормальный эмбриогенез и в несколько раз (рис. 2, *Б*) увеличивали свой объем, не теряя зеленой окраски. Под влиянием этой питательной среды (4-й вариант) ни в одном случае не наблюдали развития зародышей в проростки. Содержимое зародышевых мешков резко тормозило прорастание зародышей, обеспечивая их нормальный рост и дифференцировку аналогично этим процессам, протекающим в условиях материнского растения, а формирование проростков наблюдали только после пересадки зародышей на синтетическую основную питательную среду. Любопытно отметить, что в двух случаях развились растения из зародышей *P. sativum*, которые в пробирках достигли генеративной стадии (рис. 2, *В*, *а*, *б*). В развившихся цветках сформировались нормально развитые пыльцевые зерна.

Под влиянием содержимого зародышевых мешков *P. sativum* (см. таблицу) нормальное развитие отмечено и у зародышей, принадлежащих другим родам семейства бобовых (*Laburnum anagyroides* и *Colutea cilicica*). Однако их рост был менее значительным, чем у зародышей *Pisum sativum* тех же стадий развития.

Влияние содержимого зародышевых мешков *Pisum sativum* на зародыши бобовых растений

| Вид, у которого взят зародыш | Сорт *P. sativum*, которому принадлежит содержимое зародышевых мешков | Число зародышей в опыте | Перед культивированием | | Длина зародыша после культивирования, мм |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | длина зародышей, мм | стадия развития зародыша | |
| *Pisum sativum* (сорт Карлик сахарный) | Карлик сахарный | 20 | 1.4±0.2 | Стадия сердечка | 4.8±0.3 |
| | Виктория | 34 | 1.5±0.1 | То же | 5.0±0.3 |
| | Карлик сахарный | 32 | 4.3±0.3 | Зародыши, расчлененные на семядоли и корешки с зачатком стеблевого апекса | 8.2±0.5 |
| *Laburnum anagyroides* | То же | 8 | 3.7±0.3 | То же | 6.0±0.3 |
| *Colutea cilicica* | » » | 14 | 4.2±0.1 | » » | 5.6±0.1 |

Таким образом, из результатов исследований видно, что нормальный рост и дифференцировка зародышей *Pisum sativum* и других видов in vitro определяется уровнем их начальной дифференциации и составом питательной среды. Как было показано, на синтетической питательной среде зародыши ранних стадий развития почти сразу теряли зеленую окраску, становились совсем белыми и погибали. Не оказали положительного влияния на развитие и внесенные в питательную среду добавки физиологически активных веществ. Ростовые процессы у зародышей ранних стадий развития наблюдали на среде Уайта, в которую вносили содержимое зародышевых мешков. Однако в этом случае у шаровидных зародышей и в стадии сердечка отмечалось атипическое разрастание тканей, а у зародышей, расчлененных на семядоли и корешки с морфологически выраженным в разной степени стеблевым апексом, имели место дегенерация семядолей и разрастание стеблей меристемы или формирование миниатюрных проростков из осевых органов.

У зародышей был нормальный рост и развитие только в опыте с использованием жидкого неразбавленного содержимого зародышевых мешков.

Поскольку жидкая фракция развивающихся после оплодотворения зародышевых мешков *P. sativum* содержит питательные и физиологически активные вещества (аминокислоты, редуцирующие сахара, гетероауксин, пероксидаза, сульфгидрильные соединения) и витамины группы В, можно предположить, что эта фракция включает комплекс очень важных для роста и развития зародышей веществ в оптимальных сочетаниях и концентрациях, способных регулировать нормальный эмбриогенез в условиях in vivo и in vitro, поэтому, по-видимому, зародыши ранних стадий развития, не способные продолжать рост и дифференцировку на синтетической питательной среде, продолжали нормальный эмбриогенез под влиянием указанной фракции.

Вполне возможно также, что использованная в экспериментах жидкая фракция зародышевых мешков *P. sativum* обладает повышенными осмотическими свойствами, что благоприятно влияло на рост и дифференцировку молодых зародышей in vitro и тормозило их преждевременное развитие в проростки.

Нам представляется, что описанные в данной статье результаты экспериментов, показывающие большие затруднения в работе с зародышами *P. sativum* и других видов, изолированными на ранних стадиях развития, согласуются с литературными данными по культуре зародышей разных видов растений, извлеченных в раннем эмбриогенезе. В связи с этим важно напомнить, что в литературе описан лишь единственный факт получения взрослого растения из зародыша шаровидной стадии и развился он из зародыша *Capsella bursa-pastoris* (Monnier, 1973, 1976), поэтому продолжение исследований по выявлению закономерностей роста и дифференциации зародышей ранних стадий развития in vivo и in vitro совершенно необходимо.

## Выводы

1. Зародыши и эндосперм в зародышевых мешках семяпочек *Pisum sativum* окружены в процессе развития in vivo значительным количеством клеточного сока. В этой жидкости, извлеченной вместе с ядрами эндосперма методами гистохимии, выявлено наличие питательных и физиологически активных веществ (аминокислоты, редуцирующие сахара, сульфгидрильные соединения, гетероауксин, пероксидаза). Методом индикаторных дрожжевых культур определено наличие шести витаминов группы В: тиамин, пиридоксин, биотин, инозит, пантотеновая и никотиновая кислоты.

2. Зародыши *P. sativum* в недифференцированном состоянии (шаровидные и в стадии сердечка) и расчлененные на семядоли и зародышевые корешки (2—3 мм длины и более) на питательной среде Уайта не развивались. Они теряли зеленую окраску и погибали. Рост и развитие таких зародышей отсутствовали также и на среде, в которую вносили физиологически активные вещества (гидролизат казеина, гиббереловая кислота, кинетин, и др.).

3. Нормальные процессы роста и дифференцировки зародышей отмечены лишь под влиянием содержимого зародышевых мешков *P. sativum*, извлеченного асептически и находящегося в пробирках с зародышами. В этом случае наблюдали продолжение эмбрионального роста как у зародышей *P. sativum*, так и у зародышей других родов (*Laburnum anagyroides* и *Colutea cilicica*).

## ЛИТЕРАТУРА

*Батыгина Т. Б.*, *Бутенко Р. Г.* Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Paeonia* сем. *Paeoniaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1531—1547. — *Васильева В. Е.*, *Батыгина Т. Б.* Культура in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 2, с. 319—327. — *Здруйковская-Рихтер А. И.* Стимулирующее влияние эндоспермов померанцевых на рост зародышей Цитрус Юнос. — ДАН СССР, 1972, т. 206, № 5, с. 1244—1245. — *Здруйковская-Рихтер А. И.* Культура незрелых зародышей миндаля от межвидовой гибридизации и свободного опыления. — Бюл. Гл. бот. сада, 1980, т. 115, с. 85—90. — *Иоффе М. Д.* Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. — В кн.: Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1957, т. 7, № 4, с. 213—269. — *Калинин Ф. Л.* Физиолого-биохимические особенности эмбрионального развития растений: Автореф. дис. . . .докт. биол. наук. М., 1956. 30 с. — *Кахидзе Н. Т.*, *Медведева Г. А.* Изучение выделения витаминов органами цветка методами индикаторных культур. — Физиол. раст., 1956, т. 3, № 5, с. 435—439. — *Паламарчук И. А.* О роли эндосперма и подвеска в развитии семени люпина многолистного (*Lupinus polyphillus* Lindl.). — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1959, т. 33, с. 78—94. — *Поддубная-Арнольди В. А.*, *Цингер Н. В.*, *Петровская Т. П.*, *Полунина Н. Н.* Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосеменных растений. — В кн.: Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 1961, т. 6, с. 3—31. — *Понтович В. Э.* Ткани репродуктивных органов в культуре in vitro. — В кн.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. — М.: Наука, 1970, с. 7—20. — *Понтович В. Э.* Ранний эмбриогенез покрытосеменных и его гормональная регуляция. — В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978, с. 205—234. — *Уайт Ф. Р.* Культура растительных тканей. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 51 с. — *Цингер Н. В.* Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 285 с. — *Chang W.* Comparative growth of barley embryos in vitro and in vivo. — Bul. Tor. Bot. Club, 1963, vol. 90, N 6, p. 385—391. — *Croix H. L. G.*, *Naylor G.*, *Larter E. N.* Factors controlling embryo growth and development in barley (*Hordeum vulgare* L.). — Canad. J. Bot., 1962, vol. 40, p. 1515—1523. — *Johri B. M.*, *Bajaj S. Y. P.* In vitro response of the embryo of *Dendrophthae falcata* (L. f.) Ettings. — Plant Tissue and Organ Culture. A symposium Delhi, 1963, p. 292—301. — *Kent U.*, *Brink R. A.* Growth in vitro of immature *Hordeum* embryos. — Science, 1947, vol. 106, p. 547—548. — *Maheshwari P.*, *Baldev B.* Artificial production of buds from the embryos of *Cuscuta reflexa*. — Nature, 1961, vol. 191, N 4784, p. 197—198. — *Monnier M.* Comparaison du développement des embryons immatures de *Capsella bursa-pastoris* in vitro et in situ. — Bul. Soc. Bot. France, 1968, vol. 115, N 1—2, p. 15—29. — *Monnier M.* Croissance et développement des embryons globulaires de *Capsella bursa-pastoris* cultivés in vitro dans un milieu á base d'une nouvelle solution minérale. — Soc. Bot. Fr., Mémoires, 1973, p. 179—194. — *Monnier M.* Culture in vitro de l'embryons immature de *Capsella bursa-pastoris* Moench (L.). — Rev. Cytol. Biol. Végét., 1976, vol. 39, N 1—2, p. 1—120. — *Muzik T. J.* Studies on the development of embryo and seed of *Hevea brasiliensis* in culture. — Lloydia, 1956, vol. 19, N 1—4, p. 86—91. — *Nakajima T.* Studies on embryo in plants. I. On the action of auxin and embryo factor on embryonic growth. — Jap. J. Breed., 1958, vol. 7, p. 161—168. — *Nakajima T.* Physiological studies of seed development, especially embryonic growth and endosperm development. — Bul. Univ. Osaka Pref., 1968, ser. B 13, p. 13—48. — *Norstog K. J.* The growth and differentiation of cultured barley embryos. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 10, p. 876—884. — *Norstog K. J.* Development of cultured barley embryos. I. Growth of 0.1—0.4 mm em-

bryos. — Am. J. Bot., 1965, vol. 52, N 6, part 1, p. 538—546. — *Norstog K. J.* Studies on the survival of very small barley embryos in culture. — Bul. Tor. Bot. Club, 1967, vol. 94, p. 223—229. — *Norstog K. J., Smith J. E.* Culture of small barley embryos on defined media. — Science, 1963, vol. 142, N 3600, p. 1655—1656. — *Raghavan V.* Applied aspects of embryo culture. — In: Applied and fundamental aspects of plant, cell, tissue and organ culture. Berlin, 1977, p. 375—397. — *Raghavan V., Torrey J. G.* Growth and morphogenesis of globular and older embryos of *Capsella* in culture. — Amer. J. Bot., 1963, vol. 50, N 6, p. 540—551. — *Rao P. S.* In vitro induction of embryonal proliferation in *Santalum album* L. — Phytomorph., 1965, vol. 15, N 2, p. 175—179. — *Van Overbeek J., Conklin M. E., Blakeslee A. F.* Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. — Am. J. Bot., 1942, vol. 29, p. 472—477. — *Zenkteler M., Hildebrandt A. C., Cooper D. C.* Growth in vitro of mature and immature carrot embryos. — Phyton, 1961, vol. 17, № 1, p. 125—128. — *Ziebur N. K., Brink R. A.* The stimulative effect of *Hordeum* endosperms on the growth of immature plant embryos in vitro. — Am. J. Bot., 1951, vol. 38, N 4, p. 235—256.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 22 IX 1982

---

УДК 581.55 : 581.526 : 582.475.4(470.23)

Бот. журн., т. 70, № 10

**В. Ю. Нешатаев**

# НЕКОТОРЫЕ АССОЦИАЦИИ ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНЯКОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

V. Yu. NESCHATAYEV. SOME ASSOCIATIONS OF PALUDIFIED PINE FORESTS IN LENINGRAD REGION

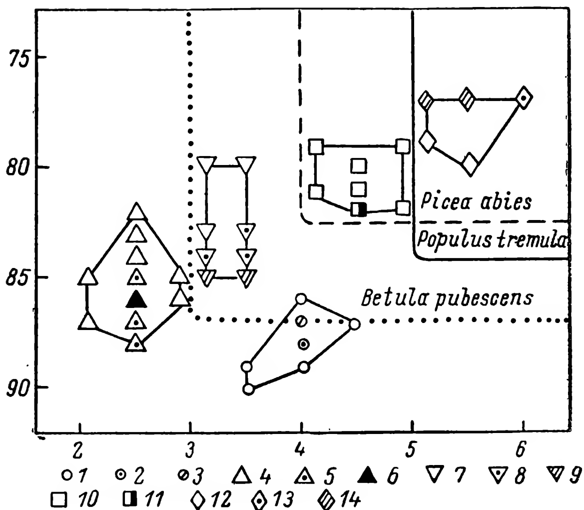
На основании 63 геоботанических описаний сфагновые сосняки с кустарничковым или пушицевым покровом по динамическим и эколого-биоморфологическим признакам отнесены к 2 группам ассоциаций и к 4 ассоциациям. Ассоциации подразделены на субассоциации и варианты по доминантам травяно-кустарничкового яруса и с учетом флористического состава сообществ. Приведены 40 описаний.

Заболоченные сосняки на торфяных и минеральных почвах занимают в Государственном лесном фонде Ленинградской обл. (вместе с осушенными) 511.6 тыс. га (Рубцов, Книзе, 1981). В классификационной схеме Л. П. Рысина (1975) они отнесены к 3 группам ассоциаций: Pineta polytrichosa, P. herboso-sphagnosa, P. eriophoroso-fruticuloso-sphagnosa. В этой работе мы рассмотрим синтаксономическое положение заболоченных сосняков, относимых Рысиным (1975) к P. eriophoroso-fruticuloso-sphagnosa. Материалом послужили 63 описания сосняков на неосушенных местообитаниях, в которых проективное покрытие *Sphagnum* sp. sp. составляло более 30 %, имелся развитый кустарничковый покров или преобладал *Eriophorum vaginatum.* Описания выполняли на однородных по растительности и экотопу пробных площадях размером 0.1—0.3 га. В древостое для каждого элемента леса в смысле Н. В. Третьякова (Анучин, 1982) по 3—5 измерениям определяли возраст, диаметр на высоте 1.3 м, высоту и сумму площадей сечения (с применением высотомера и полнотомера Биттерлиха). Нижние ярусы описывали на 20—25 площадках в 1 м$^2$ или с помощью сеточки Л. Г. Раменского с последующим вычислением среднего проективного покрытия по видам и ярусам. На пробных площадях в 10—20 точках определяли мощность органических горизонтов почвы и описывали почвенный разрез.

Придерживаясь рекомендаций 3-го Всесоюзного совещания по классификации растительности (Александрова, 1972), мы выделяем ассоциации как единицы достаточно крупного объема, подразделяя их на субассоциации и варианты. Согласно А. П. Шенникову (1929, 1964) и Раменскому, существенными являются такие различия сообществ, когда «расходятся направления смен, развития сравниваемых ценозов и когда эти ценозы по-разному, на основе разных за-

Ординация описаний заболоченных сосняков в осях увлажнения (*по оси ординат*) и активного богатства (*по оси абсцисс*) почвы.

*1—3* — Pinetum caricoso-eriophorosum (*1* — одно, *2* — два, *3* — три описания); *4—6* — P. sphagnosum subass. sphagnosum (*4* — одно, *5* — два, *6* — пять описаний); *7—9* — P. sphagnosum subass. vaccinio-sum (*7* — одно, *8* — два, *9* — три описания); *10*, *11* — P. myrtilloso-sphagnosum (*10* — одно, *11* — четыре описания); *12—14* — P. trientaloso-sphagnosum (*12* — одно, *13* — два, *14* — три описания). Для древесных пород показаны ареалы их массовой встречаемости.




кономерностей, реагируют на внешние воздействия» (Раменский, 1971а : 151), поэтому к одной ассоциации мы относим сообщества, близкие не только по видовому и экобиоморфному составу доминантов, но и по динамическим потенциям, т. е. сходным образом реагирующие на одинаковое экзогенное воздействие (рубка, пожар, осушение и т. п.) и сменяющиеся в результате эндогенных сукцессий сообществами, близкими по составу доминантов. Требование сходства динамических потенций сообществ, объединяемых в один синтаксон, придает классификации практическую и прогностическую ценность и объективно определяет степень экологической и флористической близости объединяемых сообществ. На наш взгляд, при выделении групп ассоциаций также целесообразно учитывать динамические признаки сообществ. Выделяемые нами группы ассоциаций объединяют экобиоморфологически близкие сообщества, на экотопах которых может существовать одинаковый набор коренных формаций. Формации, выделяемые нами, объединяют сообщества с одинаковыми или экобиоморфологически близкими доминантами господствующего яруса. Доминантами древесного яруса мы считали виды, преобладающие по запасу древесины. Сообщества с одинаковой долей участия сосны *Pinus sylvestris* и ели *Picea abies*, согласно Ф. В. Самбуку (1932), отнесены нами к Piceeta abietis, так как ель в них обычно сменяет сосну (Дыренков, 1984). Древесный ярус считали господствующим при запасе более 40 м$^3$/га и при полноте более 0.3. Правильнее, на наш взгляд, было бы выделять доминанты по величине средней годовой чистой первичной продукции видов и экобиоморф, что в настоящее время невозможно ввиду отсутствия простых способов определения величины продукции по таксационным показателям и проективному покрытию видов и экобиоморф.

Классификационную процедуру, в основу которой положен эколого-фитоценотический принцип, проводили в несколько этапов: 1) ординация описаний в пространстве экологических факторов; 2) табличная обработка по методу школы Браун-Бланке; 3) подразделение полученных фитоценонов по доминантам на промежуточные единицы; 4) анализ положения полученных единиц в сукцессионных рядах; 5) определение синтаксономического ранга промежуточных единиц, их принадлежности к описанным в литературе синтаксонам; 6) установление дифференциальных (определительных) признаков синтаксонов, наличие которых необходимо и достаточно для отнесения конкретного сообщества к определенному синтаксону.

Ординация описаний (см. рисунок) проведена методом ограничений по экологическим шкалам Раменского с соавторами (1956).

Табличная обработка по методу школы Браун-Бланке позволяет объединять сообщества, сходные экологически и как следствие имеющие сходство динамических потенций. При ее проведении мы опирались на типологическую классификацию лесов Ленинградской обл., разработанную в Ленинградском научно-исследовательском институте лесного хозяйства (ЛенНИИЛХ) (Федорчук, Дыренков, 1975; «Определитель. . .», 1978; Федорчук и др., 1981; Ды-

| | Ассоциации | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Pinetum caricoso-eriophorosum | | | | | | Pinetum subass. sphagnosum | | | | | | | |
| | № описа | | | | | | | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| **Древесный ярус** | | | | | | | | | | | | | | |
| Возрастная структура | O | O | O | O | P | O | P | P | P | P | P | P | P | P |
| Возраст, классы | 4 | 4 | 4 | 4 | 6 | 3 | 6 | 9 | 5 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 |
| Бонитет, классы | Va | V | IV | IV | V | V | Va | Va | Va | Va | V | V | Va | Va |
| Полнота, баллы | 8 | 8 | 8 | 8 | 9 | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 | 7 | 8 | 7 |
| Участие сопутствующих пород по запасу, доли, равные 10 % | | | | | | | | | | | | | | |
| *Picea abies* | 1 | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Betula pubescens* | + | — | 1 | — | 1 | 3 | — | + | — | — | — | — | — | — |
| *Populus tremula* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| **Сомкнутость крон, баллы** | | | | | | | | | | | | | | |
| *Pinus sylvestris* f. *uliginosa a, b* | 8 | 8 | 8 | 8 | 8 | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 | 7 | 8 |
| *P. sylvestris* f. *sylvestris a* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *P. sylvestris c* | — | + | + | + | + | + | 3 | + | 3 | 4 | + | 2 | + | + |
| *Picea abies a* | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *P. abies b* | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *P. abies c* | 3 | + | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | — | + |
| *Betula pubescens a, b* | 1 | — | 5 | — | 5 | 6 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *B. pubescens c* | 4 | + | + | 3 | + | 1 | + | + | + | + | + | + | + | + |
| *Populus tremula a* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *P. tremula c* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Sorbus aucuparia c* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Alnus incana c* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| **Подлесок** | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix aurita* | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *S. cinerea* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Frangula alnus* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Травяно-кустарничковый ярус | 7 | 6 | 7 | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 7 | 6 | 7 | 7 | 7 |
| *V Vaccinium myrtillus* | 3 | + | + | + | 2 | 3 | — | + | 2 | — | 1 | 2 | — | 6 |
| *V V. vitis-idaea* | + | + | + | + | + | + | + | + | + | — | + | + | + | 3 |
| *V Melampyrum pratense* | + | — | + | + | — | + | — | + | + | — | + | + | — | + |
| *Calluna vulgaris* | — | — | — | — | + | 1 | 7 | — | 3 | — | — | + | + | + |
| *G Carex globularis* | — | — | — | — | + | — | — | + | + | — | — | — | — | 3 |
| *G Rubus chamaemorus* | + | — | — | + | — | 2 | + | 6 | 6 | — | — | + | — | — |
| *G Molinia caerulea* | + | — | + | + | 1 | — | — | — | — | — | — | + | — | — |
| *Calamagrostis canescens* | — | — | — | + | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Dactilorchiza maculata* | — | — | — | + | + | + | — | + | — | — | — | — | — | — |
| *Equisetum sylvaticum* | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *C Carex lasiocarpa* | + | 1 | + | + | + | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *C Phragmites australis* | + | — | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *C Eriophorum polystachyon* | — | — | + | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *C Menyanthes trifoliata* | — | — | — | + | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *L Ledum palustre* | 3 | — | 1 | + | + | 3 | 3 | 5 | 4 | 6 | 3 | 5 | 2 | 4 |
| *L Vaccinium uliginosum* | + | + | 3 | + | 5 | 4 | 2 | 4 | 4 | + | 3 | 6 | 2 | 4 |
| *L Chamaedaphne calyculata* | + | 4 | + | 1 | 3 | 4 | + | 2 | 3 | 3 | 5 | 3 | 3 | 2 |
| *L Andromeda polifolia* | — | 3 | + | + | + | 1 | + | 1 | 1 | 1 | — | + | 3 | 1 |
| *L Eriophorum vaginatum* | 7 | 5 | 7 | 6 | 4 | 3 | + | 1 | 3 | 2 | 3 | 2 | 7 | + |
| *L Oxycoccus palustris* | + | 4 | — | 3 | + | + | + | + | + | + | + | 1 | + | + |
| *S Betula nana* | — | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | + | + | + |
| *S Empetrum nigrum* | — | — | — | + | — | + | — | 4 | + | 5 | + | + | + | 1 |
| *S Oxycoccus microcarpus* | — | — | — | — | — | — | + | — | + | + | — | + | — | — |
| *S Drosera rotundifolia* | — | — | — | — | — | + | + | + | + | + | + | — | + | — |

ченных сосняков

и субассоциации

sphagnosum

| subass. vaccini-osum | | | | | | Pinetum myrtilloso-girgensohnii sphagnosum | | | | | | | | | | Pinetum trientaloso-sphagnosum | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ния | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
| P | P | P | P | O | P | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O | O |
| 5 | 6 | 5 | 3 | 6 | 4 | 4 | 4 | 6 | 6 | 4 | 5 | 4 | 4 | 9 | 6 | 6 | 4 | 3 | 4 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 |
| V | IV | IV | III | V | IV | IV | IV | III | III | IV | V | II | III | III | III | II | I | II | II | I | II | II | II | I | II |
| 9 | 8 | 8 | 8 | 7 | 8 | 8 | 8 | 8 | 8 | 8 | 8 | 9 | 8 | 8 | 8 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 8 | 9 | 9 | 8 |
| — | + | + | — | + | 1 | 1 | 4 | 4 | 1 | + | 2 | 1 | + | 1 | 4 | 3 | + | + | + | + | + | 1 | 3 | 2 | 4 |
| 1 | + | — | 2 | — | + | + | + | + | 1 | + | + | 1 | 2 | + | + | + | + | + | 2 | + | + | + | 1 | 1 | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 3 | + | 2 | + | + | + | 1 | + | + |
| 7 | 9 | 8 | 9 | 8 | 7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | + | — | + | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 | 8 | 8 | 8 | 8 | 7 | 9 | 7 | 9 | 8 | 9 | 9 | 8 | 7 | 8 | 7 |
| + | + | 1 | + | 2 | + | — | — | — | — | + | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | + | + | 5 | 4 | + | — | — | 4 | + | — | 5 | — | — | + | — | — | + | — | 3 | + | 5 |
| — | + | + | — | + | 6 | 5 | 6 | 7 | 5 | + | 6 | — | — | 6 | 5 | 5 | 3 | + | — | — | 3 | 5 | 6 | 6 | 6 |
| 1 | 1 | 2 | + | 1 | + | 4 | 3 | + | 3 | + | + | 7 | + | 3 | 7 | 3 | 2 | + | 3 | + | + | + | 1 | 1 | 1 |
| 4 | — | — | 6 | — | 1 | + | + | + | + | + | + | 5 | 6 | + | + | 5 | 5 | + | 6 | + | 6 | + | 5 | 5 | + |
| 1 | 2 | + | 1 | 1 | + | — | + | — | — | + | + | + | + | + | + | — | + | 5 | + | + | + | + | + | + | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5 | 6 | + | 6 | + | + | + | 5 | 1 | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + | + |
| — | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | + | + | + | + | — | + | + | — | — | — | 2 | + | 1 | + | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | — | + | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | + | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | 4 | + | + | + | + | + | + | — | + | — | + | + | — | — | — | + |
| — | — | — | — | — | — | + | + | — | — | + | + | + | — | + | + | + | — | + | + | + | + | + | + | + | 1 |
| 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 6 | 6 | 7 | 5 | 7 | 7 | 6 | 6 | 5 | 6 | 6 | 5 | 6 | 7 | 6 | 7 |
| 6 | 7 | 6 | 7 | 7 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 7 | 5 | 6 | 6 | 5 | 6 | 5 | 5 | 4 | + | 5 | 6 | 6 | 6 |
| 5 | + | 1 | + | 2 | + | 3 | + | 3 | + | + | 5 | 4 | 4 | 2 | 2 | 5 | 2 | 4 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 3 |
| — | 4 | + | + | + | + | 1 | + | + | — | + | — | — | + | + | + | — | + | + | + | — | — | + | + | — | + |
| 3 | + | — | + | 1 | 2 | + | + | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 3 | 3 | 1 | + | 1 | + | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | + | 1 | 3 | + | + | — | + | + | + | + | + | + | 1 |
| — | — | + | + | — | — | 4 | + | 5 | 3 | — | — | + | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | + | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | 4 | + | — | + | — | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + | + | + | + | — | + | — | + | + | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | + | — | + | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | — | — | — | + | 1 | + | — | — | 4 | 3 | — | 4 | — | 2 | 1 | 2 |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2 | + | 1 | 3 | 4 | + | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 5 | 4 | 5 | + | 2 | 1 | + | — | 1 | — | + | — | + | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 1 | 2 | 1 | + | + | + | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 1 | 1 | + | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| + | + | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | + | + | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | + | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

| | | | | | | | | | | | | | | Ассоциации |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Pinetum caricoso-eriophorosum | | | | | | Pinetum | | | | | | | |
| | | | | | | | subass. sphagnosum | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | № опи |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
| M *Maianthemum bifolium* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Trientalis europaea* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Dryopteris carthusiana* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Solidago virgaurea* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Rubus saxatilis* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Luzula pilosa* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| M *Oxalis acetosella* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Scorsonera humilis* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Potentilla erecta* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Calamagrostis epigeios* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Hieracium umbellatum* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Succisa pratensis* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Мохово-лишайниковый ярус | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 8 | 9 | 9 | 9 | 9 |
| G *Sphagnum magellanicum* | — | 6 | 3 | 7 | 6 | 6 | 6 | 6 | 5 | 7 | 6 | 7 | 6 | 5 |
| L *S. angustifolium* | — | 8 | — | 7 | — | 5 | 8 | 9 | 8 | 7 | 9 | 7 | — | 8 |
| *S. fallax* | 9 | — | 8 | 7 | 8 | 8 | — | — | — | — | — | — | 9 | — |
| S *S. fuscum* | — | — | — | — | — | — | 4 | — | 4 | 5 | — | 6 | — | — |
| G *S. girgensohnii* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| G *S. wulfianum* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| G *Aulacomnium palustre* | 3 | — | + | + | + | — | + | — | + | — | — | — | — | 3 |
| G *Polytrichum commune* | 5 | — | + | 4 | 5 | 3 | — | + | + | — | — | + | — | — |
| *P. strictum* | — | 1 | + | + | + | — | + | — | + | — | + | + | + | 1 |
| V *Pleurozium schreberi* | + | — | 1 | + | 5 | 3 | 4 | + | + | — | + | 1 | + | 5 |
| V *Dicranum polysetum* | — | — | — | + | + | — | + | — | + | — | — | + | — | 3 |
| V *D. scoparium* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| V *Hylocomium splendens* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Dicranum congestum* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Rhytidiadelphus triquetrus* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Ptilium crista-castrensis* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Ptilidium ciliare* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Sphagnum nemoreum* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Cladina arbuscula* | + | + | + | + | + | — | + | — | — | — | — | + | — | — |
| *C. rangiferina* | + | — | + | + | + | — | + | — | + | — | — | — | — | — |

П р и м е ч а н и е. В двух описаниях встречены следующие виды (указаны номера описа *nata* — 28: +, 29: +; *Orthilia secunda* — 31: +, 33: +; *Brachythecium curtum* — 32: +, 33: +; *Lysi* +; *Sphagnum flexuosum* — 5: +. *Carex pauciflora* (*S*) — 8: +; *C. nigra* — 25: +; *Listera cordata* — *Viburnum opulus* — 33 : +; *Comarum palustre* (*C*) — 33 : +; *Sphagnum centrale* — 33 : +; *Jun* растные древостои; классы возраста с равными 20 годам интервалами, классы бонитета, по М. М. для нижних ярусов и видов, входящих в них, приведены баллы проективного покрытия; полнота лах со следующими верхними значениями (в %): + — 0.4, 1 — 0.8, 2 — 1.6, 3 — 3.1, 4 — 6.3, группы черники—брусники, *G* — виды группы осоки, *L* — виды группы багульника, *C* — виды видов дифференциальных групп обведены рамками.

ренков, Савицкий, 1981). На одном из этапов выделения типов леса по методу ЛенНИИЛХ также проводится флористическая классификация сообществ. Для дифференциации фитоценонов (см. таблицу) использованы группы индикаторных видов, применяемые в типологической классификации ЛенНИИЛХ

| и субассоциации; sphagnosum: subass. vaccini-osum | | | | | | Pinetum myrtilloso-girgensohnii sphagnosum | | | | | | | | | | Pinetum trientaloso-sphagnosum | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| сания | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | 4 | + | — | + | — | + | + | 5 | 3 | 1 |
| — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | 1 | + | 1 | + | + | 1 | 1 | + | + | 2 | + | 1 |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | + | + | + | 2 | — | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | — | — | + | + | + | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | 2 | — | 1 | + | + | — | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | + | — | — | — | + | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | — | — | — | — | — | — | + | + | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | + | — | + | + | — | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | + | — | + | + | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5 | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | — | + | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | — | + | — | — |
| 9 | 9 | 9 | 9 | 8 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 7 | 7 | 8 | 9 | 9 | 9 | 8 | 8 | 7 | 7 |
| 6 | + | 6 | 5 | 7 | 5 | 6 | 4 | 6 | 4 | — | 4 | 2 | + | 4 | 4 | — | — | — | 4 | — | 1 | — | + | — | + |
| 7 | 9 | 7 | 6 | 6 | 8 | + | 6 | + | + | 7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | + | — | 1 | 8 | 7 | 8 | 9 | 8 | 9 | 9 | 8 | 9 | 9 | 7 | 7 | 8 | 7 | 8 | 8 | 7 | 7 | 7 | 7 |
| — | — | — | — | — | — | — | + | + | + | + | — | + | + | — | + | — | — | — | + | — | — | — | + | — | — |
| — | + | + | — | + | — | + | — | + | — | — | — | + | + | — | — | — | + | + | — | + | — | — | — | — | — |
| 1 | 4 | 4 | 1 | + | 2 | 3 | 6 | 4 | 3 | 3 | 2 | 4 | 5 | 5 | 4 | 3 | 6 | + | 6 | 5 | 5 | 3 | 6 | 4 | 4 |
| + | 4 | 1 | + | + | + | — | — | + | — | + | + | — | + | + | — | — | — | — | — | + | + | — | — | — | — |
| 5 | 4 | 5 | 5 | 4 | 2 | 4 | 4 | 2 | 1 | + | 4 | 5 | 4 | 3 | 2 | 6 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | 6 | 6 | 5 | 4 |
| 4 | + | + | 1 | + | 1 | + | + | 1 | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | 1 | + | — | 4 | + | — | 1 |
| — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | + | + | — | + | + | + | + | — | + | + | + | 3 | + | + | 1 |
| — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | + | + | 2 | — | 1 | — | — | + | — | 2 | 3 | 1 | + | 1 |
| — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | — | + | — | — | + | + | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | + | + | — | 2 | — | + | — | 3 | + | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | + | — | — | — | + | — | — | + |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | + | — |
| + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | + | — | — | — | + | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

ний и баллы покрытия, с которым вид в них встретился): *Carex canescens* — 28: +, 32: +; *C. echi-*
*machia vulgaris* — 33: +; 36: +; в одном описании: *Carex rostrata* (*C*) — 2: 1; *C. vesicaria* (*C*) — 4:
30: +; *Goodyera repens* — 31: +; *Climacium dendroides* — 32: +; *Juniperus communis* — 33: +;
*cus filiformis* — 34 : +; *Athyrium filix-femina* — 34 : +. О — одновозрастные, Р — разновоз-
Орлову (Анучин, 1982), *a* — деревья верхнего полога, *b* — деревья второго полога, *c* — подрост-
определена по таблице ЦНИИЛХ; проективное покрытие, полнота, сомкнутость крон даны в бал-
5 — 12.5, 6 — 25, 7 — 50, 8 — 75, 9 — 100 %; прочерк означает отсутствие вида; *V* — виды
группы сабельника, *S* — виды группы сфагнов, *M* — виды группы майника; значения покрытий

(Федорчук и др., 1981). Состав шести групп индикаторных видов показан в таблице. В группу сабельника *C* входят виды мезотрофных болот. В наших описаниях эта группа представлена неполностью. Группа багульника *L* состоит из видов олиготрофных болот и сфагновых сосняков. Часть этих видов

может встречаться на нормально дренированных олиготрофных почвах (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Eriophorum vaginatum*),[1] они обычны также на мезотрофных болотах. Группа сфагнов *S* индицирует наиболее олиготрофные болотные местообитания. Два вида из этой группы встречаются также на минеральных нормально дренированных почвах, *Betula nana* — в северных районах, *Empetrum nigrum* — в северных и приморских районах, по берегам крупных озер. *Sphagnum angustifolium* исключен нами из группы сфагнов и отнесен к группе багульника, к которой он ближе по своей фитоценотической амплитуде. Группа майника *M* индицирует лесные экотопы от нормально дренированных евтрофных до недостаточно дренированных олигомезотрофных. Кроме этих четырех групп, во всех описаниях, включенных в обработку, встречаются виды группы черники-брусники *V*, дифференцирующей болотные леса от безлесных болот, и группы осоки шароплодной *G*, дифференцирующей леса на недостаточно дренированных местообитаниях от сообществ на нормально дренированных почвах. Выделение индикаторных групп носит условный характер в силу экологической индивидуальности видов (Раменский, 1971б) и служит для упрощения экологической индикации экотопов.

На заключительном этапе классификации 63 описания были отнесены к 2 группам ассоциаций, 4 ассоциациям, 5 субассоциациям и 14 вариантам. При наименовании синтаксонов мы указываем их номенклатурные типы и также виды, а не только роды, из которых образованы названия синтаксонов. Эти правила в сочетании с принципом приоритета позволяют избегать образования синонимов и омонимов. Ниже приводим характеристику выделенных синтаксонов.

Группа ассоциаций Pineta sphagnosa (magellanici)[2] — сосняки сфагновые. Впервые эту группу ассоциаций выделил В. Н. Сукачев (1927). В качестве центральной ассоциации этой группы Сукачев назвал Pinetum sphagnosum, описанную под его руководством А. Р. Каксом (1914) в Псковской губернии. Эту ассоциацию мы считаем типом группы. Видовой эпитет для Sphagnum в названии группы ассоциаций и типовой ассоциации дан нами по виду-доминанту в описании первой площадки Какса, которое мы считаем типовым для этой группы и одноименной ассоциации Pinetum sphagnosum (magellanici) (Какс, 1914 : 29). Более поздними синонимами Pineta sphagnosa являются Pineta subpaludosa (Корчагин, 1940), Pineta eriophoroso-fruticuloso-sphagnosa (Рысин, 1975).

Дифференциальные признаки группы ассоциаций: в древостое преобладает *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* Abolin, *P. sylvestris* f. *litwinowii* Sukacz., другие породы составляют обычно не более 20 % общего запаса, в подросте ель *Picea* sp. sp. либо отсутствует, либо это редкие угнетенные экземпляры (менее 2 тыс. шт./га), кустарники обычно отсутствуют или представлены *Betula nana*, в травяно-кустарничковом ярусе доминируют кустарнички из семейств *Empetraceae*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae*, виды *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*; в моховом покрове преобладают *Sphagnum* sp. sp.; имеются виды группы сфагнов, обычно отсутствуют виды группы майника.

Сосна на экотопах группы ассоциаций является коренной породой, что подтверждается следующими фактами:

1. В сообществах группы ассоциаций преобладают разновозрастные древостои (см. таблицу, описания № 1—20),[3] что, согласно С. А. Дыренкову (1984), может свидетельствовать об их устойчивости.

2. Экологический ареал массовой встречаемости вида *Picea abies*, который на других экотопах может вытеснить сосну, лежит за пределами экологического ареала группы ассоциаций (см. рисунок). Подрост ели в сообществах группы редок и часто сильно угнетен, преобладает сосновый подрост (см. таблицу). Неизвестны корреспондирующие сообщества с преобладанием *P. abies*.

---

[1] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981), сфагновых мхов — по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968), прочих мохообразных — по А. Л. Абрамовой с соавторами (1961), лишайников — по «Определителю лишайников СССР» (1978).

[2] Видовые эпитеты, стоящие в скобках, при повторном упоминании синтаксонов могут опускаться, если это не приводит к образованию омонимов.

[3] В дальнейшем в тексте цифры с номером в скобках означают номер описания в таблице.

Ассоциация 1. Pinetum caricoso (lasiocarpae)-eriophorosum (vaginatii) — сосняк осоково-пушицевый (№ 1—6, типовое описание № 2). Впервые выделена А. М. Леонтьевым (1937 : 140—141) под названием Pinetum ericino-sphagnosum, которое является поздним омонимом Pinetum fruticuloso-sphagnosum (Соколова, 1936), так как образовано из названия тех же таксонов — кустарничков сем. *Ericaceae*. Нами выделена по 22 описаниям, в том числе по 12 описаниям других авторов (Смирнова, 1928 : 216—217, № 74, 75, 77—79; Соколов, 1928: Sphagnetum magno-pinosum, описание № 2; Коновалов, 1929 : 127—128, Pinetum cassandrosum; Солоневич, 1963, описания № 12, 15; Мулярчук, 1968 : 52, сосняк сфагново-пушицевый).

Дифференциальные признаки: присутствуют виды группы сабельника, в древостое обычна примесь *Betula pubescens*.

Встречается на сырых переходных торфяных залежах с небольшим (до 30 см) верхним слоем верхового торфа. В экологическом ряду занимает промежуточное положение между Pinetum sphagnosum и Pineta herboso-sphagnosa, отличаясь от последней меньшим обилием и редкой встречаемостью гигрофильных мезотрофных трав группы сабельника.

В результате рубок (в том числе выборочных) P. caricoso-eriophorosum в отличие от P. sphagnosum может сменяться березняками из *Betula pubescens*, в которых береза возобновляется порослевым путем, и смена ее сосной затруднена. Это подтверждается высокой константностью березы в ассоциации (см. таблицу), наличием переходных сосново-березовых и березовых корреспондирующих сообществ, особенно вблизи населенных пунктов, где выборочные рубки ведутся постоянно даже в низкобонитетных насаждениях. Возможность смены P. caricoso-eriophorosum березняками объясняется более высоким уровнем почвенного богатства экотопов ассоциации по сравнению с P. sphagnosum (см. рисунок) и сближает ее с Pineta herboso-sphagnosa.

В ассоциации выделены одна субассоциация — eriophorosum и 2 варианта: var. eriophorosum (№ 1—4), встречается на более влажных почвах и характеризуется преобладанием *Eriophorum vaginatum* и var. ledosum (№ 5, 6), обитает на менее влажных почвах и отличается преобладанием кустарничков.

Ассоциация распространена по всей Ленинградской обл., описана на Карельском перешейке, во Всеволожском, Тихвинском, Гатчинском и Кингисеппском районах.

Ассоциация 2. Pinetum sphagnosum (magellanici) (Какс, 1914) — сосняк сфагновый. Многие исследователи подразделяли ее на более дробные единицы, различающиеся по доминантам травяно-кустарничкового яруса, что нашло отражение в сводке Рысина (1975), который привел для Pineta eriophoroso-fruticuloso-sphagnosa 10 ассоциаций.

Дифференциальные признаки: отсутствуют виды группы сабельника и майника.

Ассоциация подразделена нами на несколько субассоциаций, две из них встречаются в Ленинградской обл., а остальные мы рассматриваем как викарирующие. Субассоциация, содержащая тип ассоциации — subass. sphagnosum (magellanici), характеризуется участием группы сфагнов и низкой производительностью древостоев V—Vб классов бонитета (№ 7—14). Она встречается на торфяно-болотных и торфяно-перегнойных почвах со слоем слаборазложившегося верхового торфа более 30 см. Экологический ареал субассоциации находится за пределами экологического ареала массового распространения *Betula pubescens* (см. рисунок). Субассоциация подразделена на 7 вариантов, встречающихся в Ленинградской обл. Названия вариантов даны по видам-доминантам травяно-кустарничкового яруса, по которым они и различаются. Наиболее широко распространены в области var. ledosum (описание № 10) и var. myrtillosum (№ 14). Ранее они были описаны И. Д. Богдановской-Гиенэф (1928) в Кингисеппском р-не как самостоятельные ассоциации. Широко распространен также var. uliginosum (№ 12) — синоним Pinetum uliginosum (Самбук, 1932). Обычны var. chamaedaphnosum (№ 11) и var. eriophorosum (№ 13), также выделенные Богдановской-Гиенэф (1928) по описаниям из Кингисеппского р-на в самостоятельные ассоциации. В Кировском и Тихвинском районах отмечен var. chamaemorosum (№ 8, 9). Var. callunosum (№ 7) был ра-

нее описан в Ленинградской обл. З. Н. Смирновой (1928 : 216—217, описание № 76), отнесшей его к Pinetum eriophoroso-sphagnosum. Описанные нами на Карельском перешейке сообщества этого варианта имели низкую производительность древостоев Va—Vб классов бонитета при запасе 45—60 м³/га. Этот вариант известен также из Архангельской обл. под названием Pinetum calluno-sphagnosum (Леонтьев, 1937). Неизвестны из Ленинградской обл. варианты с доминированием *Betula nana* и *Empetrum nigrum*, они встречаются севернее (Рысин, 1975). *E. nigrum* иногда доминирует в Ленинградской обл. в сообществах Sphagneta fusci (Богдановская-Гиенэф, 1928).

Другая субассоциация — subass. vacciniosum (vitis-idaeae) (№ 15—20, типовое описание № 15) — отличается отсутствием или незначительным участием видов группы сфагнов. Она встречается на торфянистых песчаных подзолах и торфяно-перегнойных почвах. Производительность древостоев в ее сообществах несколько выше, чем в subass. sphagnosum, и характеризуется IV, реже — III и V классами бонитета. Экологический ареал субассоциации включает экологический ареал массовой встречаемости *Betula pubescens* и граничит с экологическим ареалом массового распространения *Picea abies* (см. рисунок). Эти виды встречаются в древостоях субассоциации в виде примеси, однако корреспондирующие сообщества березняков и ельников автору не известны. Субассоциация представлена в основном одним вариантом, характеризующимся преобладанием *Vaccinium myrtillus*. Реже встречаются сообщества, в которых обилен вид *V. uliginosum*.

К викарирующей субассоциации — subass. uliginosum — мы относим сообщества, в которых доминируют *Sphagnum* sp. sp., описанные в Польше, ГДР и ФРГ (W. Matuszkiewicz, 1962, 1963) под названием Vaccinio uliginosii-Pinetum Kleist 29. Кроме сфагновых сосняков, эта ассоциация, выделенная сторонниками школы Браун-Бланке, включает зеленомошные и долгомошные сосняки, которые мы не относим к Pinetum sphagnosum. Subass. uliginosum отличается отсутствием *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*, *Betula nana*, *Oxycoccus microcarpus*, *Carex globularis*.

В юго-восточной Норвегии J. Kielland-Lund (1981) описал ассоциацию Oxycocco-Pinetum с двумя субассоциациями: vaccinietosum (myrtilli) и cladonietosum. Эти субассоциации мы включаем в Pinetum spagnosum в качестве викарирующих субассоциаций, отличающихся отсутствием *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata*, присутствием *Empetrum hermaphroditum*.

В восточных районах Коми АССР и в Западной Сибири в сфагновые сосняки заходит *Pinus sibirica*, в них отсутствует *Calluna vulgaris*, столь обычный на Северо-Западе (Самбук, 1932; Глебов, Толейко, 1975). Эти сообщества можно, на наш взгляд, рассматривать как особую субассоциацию сосняка сфагнового.

Группа ассоциаций Pineta myrtilloso-sphagnosa (girgensohnii) — сосняки чернично-гиргензоново-сфагновые. Синтаксон сходного объема, но ранга ассоциации выделил С. Я. Соколов (1931 : 172—177) под названием Pinetum sphagno-myrtillosum. Для этой ассоциации он привел обобщенное описание, составленное по данным 8 описаний из Горьковской обл. В эту группу ассоциаций мы относим сосняки с доминированием сфагнов на таких экотопах, где *Picea abies* является коренной породой и может вытеснять сосну.

Дифференциальные признаки группы: древостои II—V классов бонитета сложены *Pinus sylvestris* f. *sylvestris*, обычна примесь ели (до 40 % по запасу), подрост еловый, как правило хорошо развитый (до 10 тыс. шт./га), встречаются *Sorbus aucuparia*, *Alnus incana*, может быть подлесок из *Salix cinerea*, *S. aurita*, *Frangula alnus*, отсутствуют виды группы сфагнов, могут присутствовать виды группы майника, виды группы багульника малообильны и часто отсутствуют, в мохово-лишайниковом ярусе доминируют *Sphagnum* sp. sp., часто встречается и обычно обилен *S. girgensohnii*.

То, что ель является коренной породой на экотопах группы ассоциаций, может быть подтверждено следующим:

1. Сосновые древостои группы ассоциаций, описанные нами, все без исключения имеют одновозрастную структуру, что свидетельствует об их возникновении после рубок и пожаров. О былых рубках и пожарах свидетельствуют также

остатки углей в почвенных разрезах и старые пни, отмеченные на многих пробных площадях.

2. Экологический ареал массовой встречаемости *Picea abies* включает экологический ареал группы ассоциаций (см. рисунок, ассоциации P. myrtilloso-sphagnosum и P. trientaloso-sphagnosum).

3. В древостое с константностью 100 % встречается ель, нередко образующая полог с полнотой более 0.3 (см. таблицу).

4. Подрост сосны в сообществах группы обычно отсутствует или представлен единичными угнетенными экземплярами, в то время как подрост ели присутствует всегда и обычно хорошо развит (см. таблицу).

5. На сходных экотопах широко распространены еловые и сосново-еловые сообщества с таким же видовым составом (Федорчук, 1974; Василевич, 1983; Дыренков, 1984).

После рубки сообщества группы ассоциаций могут сменяться березняками, о чём свидетельствуют наличие корреспондирующих березняков (Федорчук, 1974; Федорчук и др., 1981), частая встречаемость березы в древостоях сообществ группы, соответствие экотопов группы экологической амплитуде массового распространения *Betula pubescens*.

Группу ассоциаций мы подразделяем на две ассоциации, имеющие одинаковые доминанты (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum* sp. sp.). Вопрос о том, какие еще ассоциации входят в эту группу, мы оставляем пока открытым.

Ассоциация 3. Pinetum myrtilloso-sphagnosum (girgensohnii) — сосняк чернично-гиргензоново-сфагновый (№ 21—30). Типовая ассоциация группы.

Дифференциальные признаки: группа майника и группа багульника отсутствуют или представлены незначительно (1—2 вида) и с малым обилием, может присутствовать *Rubus chamaemorus*, в древостое *Populus tremula*, как правило, отсутствует, бонитет III—V классов.

Встречается на торфянисто-перегнойных подзолистых глеевых и глееватых почвах разного механического состава (мощность оторфованной подстилки 15—30 см), а также на торфяно-перегнойных глеевых почвах (общая мощность торфа более 30, мощность верхнего слаборазложившегося слоя торфа менее 30 см). Смена сосны на осину после рубки на экотопах этой ассоциации маловероятна: экологический ареал массового распространения осины находится за пределами экологического ареала ассоциации (см. рисунок).

В пределах изученного района в ассоциации выделена одна субассоциация — subass. myrtillosum. В Польских Татрах по флористическим критериям выделена ассоциация Calamagrostio villosae-Pinetum Staszk. 58, в которой доминантами являются *Pinus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus*, *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*. В ее сообществах постоянно встречаются *Picea abies*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis villosa*, *Carex nigra*, *Dicranum polysetum*, остальные 18 видов, отмеченных в 21 описании этой ассоциации, встречаются с константностью до 40 % (W. Matuszkiewicz, 1962). Варианты Calamagrostio villosae-Pinetum с доминированием *S. girgensohnii* рассматриваются нами как субассоциация Pinetum myrtilloso-sphagnosum subass. calamagrostidosum. От subass. myrtillosum она дифференцируется присутствием *Calamagrostis villosa* и отсутствием *Carex globularis*, *Rubus chammaemorus*, *Sphagnum wulfianum*.

Ассоциация 4. Pinetum trientaloso-sphagnosum (girgensohnii) — сосняк седмичниково-сфагновый (№ 31—40, типовое описание № 31 — см. таблицу).

Дифференциальные признаки: представлена группа майника, отсутствуют виды группы багульника, бонитет I—III классов, в древостое и подросте встречается *Populus tremula*.

Распространена на торфянисто-грубогумусных, реже — на торфянисто-перегнойных сильно- и среднеподзолистых глееватых суглинистых почвах. После рубки возможна смена этой ассоциации на осинники, что подтверждается следующим:

1. Экологическая амплитуда массового распространения *P. tremula* включает экологический ареал ассоциации (см. рисунок).

2. Осина постоянно встречается в древостоях ассоциации (см. таблицу) и после рубки может дать обильное порослевое возобновление, вытесняя другие породы.

3. Встречаются корреспондирующие сообщества осинников (Федорчук и др., 1981).

К описываемой ассоциации близки сосняки с примесью *Picea abies* и *Abies alba*, описания которых под названием Sphagno girgensohnii-Piceetum Polak. 62 для Польских Татр приводит J. Matuszkiewicz (1977, табл. 10, № 22, 23). Однако недостаток материала по соснякам ассоциации Sphagno girgensohnii-Piceetum из этого района не позволяет определенно судить об их синтаксономическом положении в эколого-фитоценотической классификации.

Результаты этой работы показали, что сосняки с пушицево-кустарничково-сфагновым покровом могут быть подразделены на две группы ассоциаций, одна из которых включает коренные сосняки, а вторая — сосняки, производные от ельников. Выделенные нами четыре ассоциации — достаточно крупные по объему единицы. Они сходны по доминантам (сосна, кустарнички, сфагны), но различаются своим положением в сукцессионных рядах, а часто — и производительностью древостоев. Бо́льшая часть синтаксонов, выделенных нами, уже описана в литературе, хотя трактовка их объема и ранга другими авторами не всегда совпадает с нашей.

В заключение благодарим сотрудников, принимавших участие в сборе материала: С. О. Григорьеву, Р. Г. Зотикову, С. А. Дыренкова, И. В. Коновалову, Г. Б. Мельницкую и В. Н. Федорчука.

## ЛИТЕРАТУРА

*Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. И.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Третье совещание по классификации растительности (19—22 октября 1971 г., Ленинград). — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 848—857. — *Анучин Н. П.* Лесная таксация: учебник для вузов. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 522 с. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров болот русской Прибалтики. — Тр. Петергоф. естеств.-научн. ин-та, 1928, № 5, с. 265—371. — *Василевич В. И.* О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 1604—1613. — *Глебов Ф. З., Толейко Л. С.* О биологической продуктивности болотных лесов, лесообразовательном и болотообразовательном процессах. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1336—1347. — *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с. — *Дыренков С. А., Савицкий С. С.* Вепсский лес. Практические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. 86 с. — *Какс А. Р.* Болота окрестностей озера Дулова. — Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ., 1914, т. 3. 76 с. — *Коновалов Н. А.* Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС. — Тр. по лесн. опытн. делу ЦЛОС, 1929, вып. 5, с. 1—159. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. — Тр. Печоро-Илычск. заповед., 1940, вып. 2, с. 5—415. — *Леонтьев А. М.* Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. — Тр. БИН АН СССР, 1937, сер. Геоботаника, вып. 2, с. 81—222. — *Мулярчук С. О.* Ліси Чернігівщини. I. Сонові та широколистяно-хвойні ліси. — Укр. бот. журн., 1968, т. 25, № 1, с. 47—54. — *Определитель* и схема типов леса Ленинградской области. Л.: ЛенНИИЛХ, 1978. 51 с. — *Определитель* лишайников СССР. В 5-тт. Т. 5. Кладониевые—Акароспоровые / Отв. ред. И. И. Абрамов. Л.: Наука, 1978. 305 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — В кн.: *Л. Г. Раменский.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971а, с. 142—164. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — В кн.: *Л. Г. Раменский.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971б, с. 5—33. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Рубцов В. Г., Книзе А. А.* Ведение хозяйства в мелиорируемых лесах. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 120 с. — *Рысин Л. П.* Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с. — *Самбук Ф. В.* Печорские леса. — Тр. Бот. музея АН СССР, 1932, вып. 24, с. 63—250. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. — Тр. Петергоф. естеств.-научн. ин-та, 1928, № 5, с. 119—258. — *Соколов С. Я.* Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. — Природа и хозяйство учебно-опытн. лесничеств Лен. лесн. ин-та, 1928, вып. 1, с. 94—164. — *Соколов С. Я.* Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. — Природа и хозяйство учебно-опытн. лесничеств Лен. лесн. ин-та, 1931, вып. 2, с. 115—251. — *Соколова Л. А.* Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия). — Тр. БИН АН СССР, 1936, сер. 3, Геоботаника, вып. 3, с. 241—306. — *Солоневич Н. Г.* Структура и продуктивность некоторых болотных сообществ. — Тр. БИН АН СССР, 1963, сер. 3, Геоботаника, вып. 15, с. 1—93. — *Сукачев В. Н.* Краткое руководство к исследованию типов лесов. М.: Новая

деревня, 1927. 150 с. — *Федорчук В. Н.* Классификация еловых и лиственно-еловых лесов южной части Тихвинской гряды. — Сб. науч. тр. ЛенНИИЛХ, 1974, вып. 20. Исследования по организации и ведению хозяйства в лесах Северо-Запада РСФСР, с. 49—70. — *Федорчук В. Н., Дыренков С. А.* Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ, 1975. 55 с. — *Федорчук В. Н., Мельницкая Г. Б., Захаров Е. В.* Определение типов производных лесов. Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. 46 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П.* О конвергенции среди растительных ассоциаций. — В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929, с. 101—119. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ, 1964. 447 с. — *Kielland-Lund J.* Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. — Phytocoenologia, 1981, vol. 9, N 1, 2, S. 53—250. — *Matuszkiewicz J.* Przeglad fitosocjologiczny zbirowisk lesnych Polski. Cz. 4. Bory swierkowe i jodlowe. — Phytocoenosis, 1977, vol. 6, N 3, S. 149—227. — *Matuszkiewicz W.* Zur Systematic der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlands. — Mitt. Flor.-Soz. Arb. Gem., 1962, N. F., Hf 9, S. 145—176. — *Matuszkiewicz W.* Zur systematischen Auffassung der oligotrophen Bruchwaldgesellschaften im Osten der Pommerschen Seenplatte. — Mitt. Flor.-Soz. Arb. Gem., 1963, N. F., Hf 10, S. 149—155.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 VI 1984.

---

УДК 581.5 : 582.32

Бот. журн., т. 70, № 10

**Т. Н. Отнюкова**

# ЭКОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МХОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛЕСАХ МУЙСКОЙ КОТЛОВИНЫ (ЗОНА БАМа)

T. N. OTNYUKOVA. ECOLOGY OF SOME MOSS SPECIES OF ABOVE-SOIL COVER IN THE FORESTS OF MUISK KETTLE (BAM ZONE)

Изучено влияние экологических факторов (реакции среды, влажности почвы, освещенности) на распространение и развитие 5 видов мхов (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidium rugosum*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*), доминирующих в напочвенном покрове светлохвойных и темнохвойных смешанных лесов Муйской котловины (Северное Забайкалье).

Муйская котловина относится к системе межгорных впадин Станового нагорья, днище ее расположено на высоте 470—700 м над ур. м. Половину лесопокрытой площади занимают леса с преобладанием *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., приурочены они к бедным местообитаниям с избыточно застойным увлажнением и поверхностным залеганием многолетней мерзлоты. На песчаных отложениях днища котловины распространены сосновые, а в речных долинах и на древних террасах — еловые леса.

Исследования по экологии мхов мы проводили маршрутным методом при геоботанических описаниях сообществ, в которых на нескольких параллельных и перпендикулярных друг другу трансектах описывали моховые группировки.

Основными экологическими показателями условий произрастания мхов являются влажность почвы и реакция среды. Для этого под исследуемыми моховыми группировками брали образцы почвы с глубины 0—5 см (более 100 образцов) для определения в них влажности [1] и образцы подстилки или верхнего слоя почвы, где подстилка отсутствовала, для определения pH водной и солевой (в KCl) вытяжки (около 300 образцов). Кроме того, в некоторых моховых группировках наряду с почвенными образцами и образцами подстилки были отобраны моховые коврики размером 10×25 см (37 образцов). Почвенные образцы и образцы подстилки были взяты в 3-кратной повторности,

[1] Влажность определяли в процентах от абсолютно сухого веса.

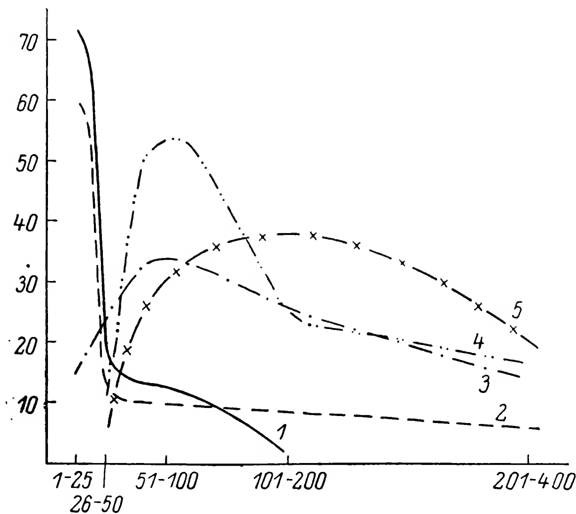



Рис. 1. Встречаемость некоторых видов мхов в сосново-лиственничных, лиственничных и лиственнично-еловых лесах Муйской котловины в зависимости от влажности почвы на глубине 0—5 см.

Здесь и на рис. 2, 3: *1* — *Rhytidium rugosum*, *2* — *Ptilidium ciliare*, *3* — *Pleurozium schreberi*, *4* — *Aulacomnium turgidum*, *5* — *A. palustre*. *По оси ординат* — встречаемость видов, % от абсолютной величины, *по оси абсцисс* — классы значений влажности.

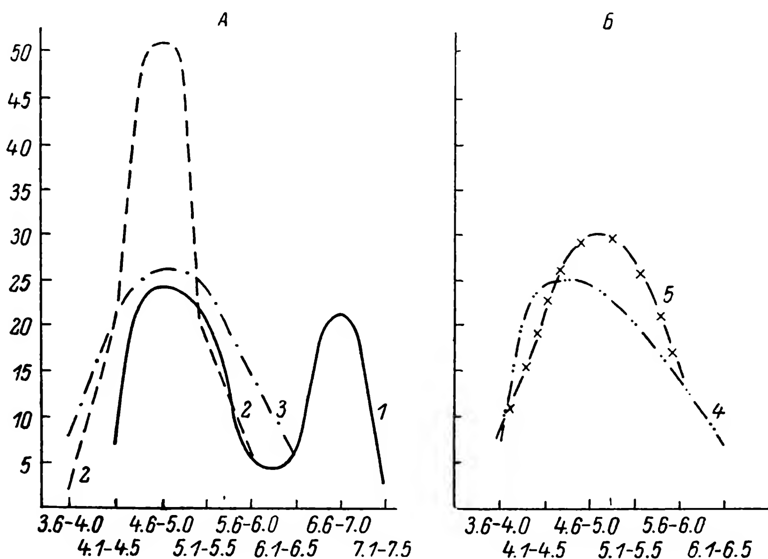



Рис. 2. Встречаемость некоторых видов мхов в сосново-лиственничных, лиственничных и лиственнично-еловых лесах Муйской котловины в зависимости от кислотности среды (pH водный).

Здесь и на рис. 3: *по оси ординат* — то же, что на рис. 1; *по оси абсцисс* — классы значений кислотности.

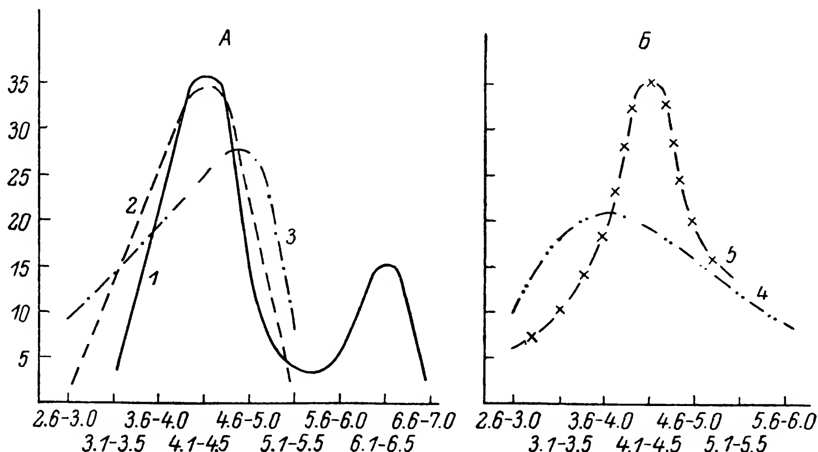



Рис. 3. Встречаемость некоторых видов мхов в сосново-лиственничных, лиственничных и лиственнично-еловых лесах Муйской котловины в зависимости от кислотности среды (pH солевой).

и для каждой повторности проведено по три определения. Все образцы собирали в короткие сроки при длительно устойчивой сухой погоде (с 31 VIII по 6 IX 1982), чтобы избежать влияния погодных условий на влажность и кислотность. По полученным данным приведены экологические амплитуды изучаемых видов и установлена встречаемость каждого вида в зависимости от тех или иных значений экологических факторов (рис. 1—3).

Влияние почвенных факторов на развитие и рост мхов мы определяли по весу их зеленой части, т. е. по приросту одного года (годичный прирост, или чистая первичная продукция, — количество растительного органического вещества, нарастающее за 1 год: Родин и др., 1968), который хорошо отличается от побуревших частей, выросших за предыдущие годы (Тархова, 1972; Косачева, 1977, 1982). Мы использовали несколько измененный метод весового прироста А. А. Тишкова (1978). В исследуемых моховых ковриках мхи отделяли от подстилки, опада, разбирали по видам. Затем отбирали по 100 экземпляров изучаемого вида, отделяли зеленые, побуревшие и отмершие части (по морфологическим признакам, глазомерно) и все образцы высушивали до абсолютно сухого веса. Из соотношений общего веса мохового коврика и 100 экземпляров растений рассчитывали плотность мохового ковра изучаемого вида, производили расчет выхода зеленой массы на единицу площади (продуктивность, по общепринятому определению) (табл. 1, 2).

ТАБЛИЦА 1

Весовой прирост, продуктивность и плотность мохового ковра в зависимости от влажности почвы

| Показатель | *Pleurozium schreberi* | | | *Ptilidium ciliare*: антеридиальные растения | | *Ptilidium ciliare*: архегониальные растения | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| влажность почвы, % | 1—50 | 51—200 | 201—400 | 1—50 | 51—200 | 1—50 | 51—200 |
| Весовой прирост, г/100 особей | 0.78 ± 0.13 | 1.22 ± 0.12 | 0.48 ± 0.001 | 0.1 ± 0.01 | 0.09 ± 0.01 | 0.17 ± 0.01 | 0.07 ± 0.02 |
| Продуктивность, г/дм$^2$ | 1.88 ± 0.33 | 1.96 ± 0.18 | 1.10 ± 0.001 | 1.0 ± 0.08 | 0.67 ± 0.16 | 0.81 ± 0.01 | 0.39 ± 0.01 |
| Плотность, число особей/дм$^2$ | 243 ± 18 | 167 ± 22 | 229 ± 10 | 1085 ± 93 | 688 ± 96 | 471 ± 20 | 505 ± 84 |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Показатели | *Rhytidium rugosum* | | *Aulacomnium turgidum* | | *A. palustre* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1—50 | 51—150 | 51—100 | 101—200 | 51—100 | 101—200 |
| Весовой прирост, г/100 особей | 0.38 ± 0.03 | 0.10 ± 0.01 | 0.10 ± 0.01 | 0.10 ± 0.01 | 0.03 ± 0.01 | 0.02 ± 0.01 |
| Продуктивность, г/дм$^2$ | 1.10 ± 0.03 | 0.30 ± 0.05 | 1.16 ± 0.04 | 1.34 ± 0.17 | 0.33 ± 0.14 | 0.16 ± 0.07 |
| Плотность, число особей/дм$^2$ | 337 ± 30 | 267 ± 27 | 1147 ± 107 | 1294 ± 91 | 975 ± 150 | 640 ± 74 |

Примечание. Здесь и в табл. 2 приведены средние значения показателей и ошибка.

Отношение мхов к освещенности определяли косвенным путем по обилию и размещению мхов под кронами или вне крон деревьев и кустарников при геоботанических описаниях сообществ.

*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Как отмечают многие исследователи, *P. schreberi* встречается при широкой амплитуде почвенной влажности (Арискина, 1962; Дубровина, 1964, и др.), но предпочитает условия среднего увлажнения и хорошего дренажа (Бардунов, 1961; Рыковский, 1980).

В Муйской котловине *P. schreberi* распространен в различных типах леса разного режима увлажнения и встречается как на сухих, хорошо дренирован-

ТАБЛИЦА 2

Весовой прирост, продуктивность и плотность мохового ковра в зависимости от кислотности субстрата

| Показатель | *Pleurozium schreberi* | | | *Ptilidium ciliare* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | антеридиальные растения | | архегониальные растения | | |
| | кислотность подстилки (pH водный) | | | | | | | |
| | 3.7—4.6 | 4.7—5.1 | 5.2—5.8 | 4.3—4.9 | 5.0—5.2 | 4.5—4.9 | 5.0—5.4 | 5.5—5.9 |
| Весовой прирост, г/100 особей | 0.50±0.08 | 1.85±0.08 | 0.83±0.14 | 0.103±0.003 | 0.084±0.006 | 0.172±0.025 | 0.13±0.006 | 0.09±0.02 |
| Продуктивность, г/дм$^2$ | 1.19±0.12 | 2.46±0.21 | 1.01±0.04 | 1.06±0.07 | 0.59±0.07 | 0.76±0.07 | 0.50±0.08 | 0.57±0.08 |
| Плотность, число особей/дм$^2$ | 249±14 | 184±12 | 123±5 | 1085±62 | 731±102 | 479±52 | 373±43 | 598±42 |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Показатель | *Rhytidium rugosum* | | *Aulacomnium turgidum* | | | *A. palustre* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 4.3—6.0 | 6.1—7.2 | 4.2—4.7 | 4.8—5.3 | 5.4—6.1 | 4.5—5.1 | 5.2—5.9 |
| Весовой прирост, г/100 особей | 0.38±0.03 | 0.104±0.005 | 0.105±0.002 | 0.106±0.008 | 0.084±0.001 | 0.04±0.001 | 0.25±0.001 |
| Продуктивность, г/дм$^2$ | 1.10±0.07 | 0.30±0.05 | 0.99±0.07 | 1.46±0.16 | 1.16±0.06 | 0.66±0.001 | 0.16±0.04 |
| Плотность, число особей/дм$^2$ | 337±30 | 267±27 | 937±67 | 1373±65 | 1389±49 | 1643±10 | 640±16 |

ных почвах в сосново-лиственничных лесах днища котловины, так и на переувлажненных с наличием вечномерзлого горизонта почвах разного типа в лиственничных ерниковых и багульниковых лесах на равнинных участках пойм, пологих гривах и межгривных понижениях. Диапазон почвенной влажности очень широк (13—401 %).

Амплитуда кислотности подстилки, при которой встречается *P. schreberi*, не выходит за рамки кислой реакции среды (pH водный — 3.7—6.0, pH солевой — 2.8—5.0). Более широкий диапазон кислотности для этого вида приводят Тархова (1970, pH солевой — 2.3—6.1) и Г. Ф. Рыковский (1980, pH солевой — 2.6—6.2).

По нашим данным при из менении оптимальных значени влажности почвы и кисло ности подстилки (при которı *P. schreberi* имеет наибольш прирост и продуктивност. в сторону их увеличения ил уменьшения прирост и продуктивность мха падает (табл. 1, 2), причем продуктивность изменяется в меньшей степени, чем прирост, так как уменьшение прироста связано с увеличением плотности мохового ковра. Наблюдается отмеченная уже ранее в литературе связь между приростом мха и плотностью мохового ковра. При уменьшении прироста мха происходит увеличение плотности мохового ковра благодаря увеличению числа ветвей (Смоляницкий, 1977; Илометс, 1981, и др.). Л. Я. Смоляницкий (1977) связывает увеличение плотности дернины сфагновых мхов с ухудшением их водообеспеченности. М. А. Илометс (1981) считает, что уменьшение линейного прироста сфагнового покрова, которое за счет увеличения плотности мохового ковра компенсируется повышением продуктивности, обусловлено в большей степени взаимным влиянием разных видов друг на друга, чем экологическими факторами.

В рассматриваемом случае при изменении влажности в обе стороны от оптимальных величин уменьшение прироста *P. schreberi* компенсируется увеличением плотности мохового ковра.

При изменении кислотности от оптимальных ее значений прирост, продуктивность и плотность мохового ковра находятся в зависимости от направления изменения кислотности. Более высокие, чем оптимальные, величины кислотности субстрата в большей степени влияют на уменьшение прироста *P. schreberi*, чем более низкие ее величины. В обратной зависимости от изменения кислотности находится продуктивность, и это обусловлено тем, что при увеличении кислотности возрастает плотность мохового ковра, а следовательно, и продуктивность. При уменьшении кислотности становятся меньше не только прирост, но и продуктивность, и плотность мохового ковра (проективное покрытие *P. schreberi* в синузиях), т. е. изменение pH среды в сторону ее уменьшения является неблагоприятным для развития *P. schreberi*. Сходные данные по влиянию pH на развитие этого вида получила Тархова (1970).

По отношению к освещенности *P. schreberi* характеризуется по данным одних авторов широкой амплитудой приспособленности к световому режиму (Дубровина, 1964), по данным других — является наиболее светолюбивым среди боровых мхов (Арискина, 1962) и не выносит затенения (Тархова, Ипатов, 1975). По нашим наблюдениям, *P. schreberi* не встречается на открытых без кустарничкового покрова пространствах, приурочен к скоплениям кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*) и под ними при небольшой сомкнутости древесного яруса занимает обширные площади. Условия затенения, создаваемые кустарничками, по-видимому, благоприятно воздействуют на *Pleurozium schreberi*.

*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Специальные исследования по экологии *R. rugosum* не проводили, но в определителях (Бардунов, 1969) этот вид рассматривается как обычный с очень широкой экологической амплитудой. Л. В. Бардунов (1958, 1961) связывает распространение *R. rugosum* в различных типах леса побережья Северного Байкала с наличием там щебнистых субстратов и скелетных маломощных почв в условиях среднего увлажнения и хорошего дренажа.

В Муйской котловине *R. rugosum* встречается как на супесчаных и суглинистых почвах сосново-лиственничных лесов, приуроченных к хорошо дренированным песчаным массивам днища котловины, так и на влажных супесчаных почвах лиственнично-еловых лесов, произрастающих по берегам рек и ручьев и на первых приречных террасах. Амплитуда влажности, при которой встречается *R. rugosum*, колеблется от 3 до 168 %.

Бардунов (1961) полагает, что *R. rugosum* не реагирует на кислотность субстрата. И действительно, в Муйской котловине диапазон значений кислотности субстрата для этого вида очень широк (pH водный — 4.3—7.2, pH солевой — 3.4—6.7).

Прослеживается тенденция уменьшения прироста, продуктивности *R. rugosum* и плотности мохового ковра при уменьшении кислотности и увеличении влажности почвы (см. табл. 1, 2).

Наибольшее развитие по массе (приросту и продуктивности) *R. rugosum* имеет среди кустарничков под кронами кустарников (*Rhododendron dauricum*, *Duschekia fruticosa*), но встречается под ними фрагментарно. Вытесняют его обычно из этой ниши *Ptilidium ciliare* или *Pleurozium schreberi*. В массовом количестве *Rhytidium rugosum* распространен в тех местообитаниях, где эти виды не встречаются.

*R. rugosum* приурочен в основном к более светлым лесам (Бардунов, 1961). В Муйской котловине этот вид, с одной стороны, широко распространен на открытых внекроновых пространствах в светлых сосново-лиственничных лесах, с другой — в массовом количестве встречается в затененных лиственнично-еловых лесах.

*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe., по Р. Н. Шлякову (1979), встречается в условиях среднего увлажнения и на кислых субстратах.

В Муйской котловине этот вид распространен во всех типах лесных сообществ, за исключением нарушенных лесов послепожарного происхождения.

К влажности почвы какого-либо избирательного отношения он не обнаруживает, диапазон ее значений для данного вида очень широк (5—401 %). Отмечен как на сухих, хорошо дренированных почвах сосново-лиственничных лесов, так и на переувлажненных с близким уровнем залегания мерзлоты почвах березово-лиственничных лесов разного типа. Амплитуда кислотности, при которой встречается *P. ciliare* (pH водный — 3.9—5.9, pH солевой — 3.4—5.6), гораздо у́же, чем у вышерассмотренных видов: по сравнению с *Pleurozium schreberi* предпочитает менее кислые субстраты, в отличие от *Rhytidium rugosum* не встречается на слабокислых.

Рассматривая зависимость прироста *Ptilidium ciliare* от различных значений влажности и кислотности среды, следует различать дерновинки, образованные антеридиальными (мужскими) и архегониальными (женскими) растениями, так как дерновинки имеют разную плотность: антеридиальные — плотные, архегониальные — обычно более рыхлые. Более мощные женские растения имеют больший прирост зеленой части, чем более мелкие мужские, но продуктивность рыхлых архегониальных дерновинок оказывается меньше, чем плотных антеридиальных.

В обоих типах дерновинок с увеличением влажности почвы и одновременным уменьшением кислотности подстилки наблюдается уменьшение прироста и продуктивности мхов (см. табл. 1, 2). Особенно это сильно проявляется у антеридиальных растений: они более чувствительны к реакции среды, диапазон значений кислотности у них у́же и они сильнее реагируют на уменьшение кислотности и увеличение влажности. Архегониальные растения к реакции среды менее чувствительны, но увеличение влажности с одновременным уменьшением кислотности субстрата также неблагоприятно сказывается на их развитии.

Несмотря на то что амплитуда влажности и кислотности, при которой встречается *P. ciliare*, перекрывается, с одной стороны, амплитудами *Pleurozium schreberi*, с другой — *Rhytidium rugosum*, эти виды занимают различные ниши по отношению к освещенности. Так, при близких значениях почвенной влажности у всех трех видов *Ptilidium ciliare* связан с подкроновыми пространствами, в то время как *Rhytidium rugosum* отмечен на обширных внекроновых пространствах, *Pleurozium schreberi* занимает промежуточное положение — избегает густых подкроновых пространств и не встречается на открытых без кустарничкового покрова участках. В Муйской котловине *Ptilidium ciliare* проявляет себя как теневыносливый вид. На открытых пространствах под густым покровом из кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre*) он обычно приурочен к валежнику и переплетениям ветвей багульника и брусники.

*Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. произрастает в условиях умеренного или периодически недостаточного увлажнения (Бардунов, 1961; Шляков, 1961). В Муйской котловине он распространен почти во всех типах леса: в сухих сосново-лиственничных лесах — в понижениях нанорельефа, в условиях увлажнения в лиственничных ерниковых, кустарничковых и багульниковых лесах — на повышенных уплотненных участках. Встречается при широком диапазоне влажности (44—401 %) и кислотности (pH водный — 3.7—6.4, pH солевой — 2.8—5.7).

В развитии *A. turgidum* в зависимости от влажности субстрата (табл. 1) наблюдаются следующие закономерности: при увеличении влажности почвы прирост не изменяется, но происходит увеличение продуктивности (в связи с увеличением плотности мохового ковра). При изменении кислотности субстрата отмечается изменение показателей роста и развития этого вида (табл. 2). Оптимальными условиями для него являются те, при которых наряду с наибольшим приростом и плотностью мохового ковра он имеет и максимальную продуктивность. Уменьшение продуктивности происходит как при уменьшении, так и при увеличении кислотности субстрата, причем в первом случае уменьшение продуктивности связано с уменьшением плотности мохового ковра, во втором — с уменьшением прироста мха.

Максимальное развитие в лесах Муйской котловины *A. turgidum* имеет лишь в небольших пятнах на открытых пространствах с разреженным кустарничковым покровом и в понижениях нанорельефа. Массовое разрастание этого

вида также связано с открытыми пространствами в березово-лиственничных ерниковых сообществах послепожарного происхождения, в которых очень сильно развит травяно-кустарничковый ярус.

Шляков (1961) относит *A. turgidum* к светолюбивым видам. По нашим наблюдениям, этот вид по сравнению с *A. palustre* является в большей степени светолюбивым, так как более обычен на открытых пространствах, чем последний.

*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. распространен в заболоченных местах (Бардунов, 1961; Дубровина, 1964) и в условиях значительного увлажнения преимущественно слабокислыми водами (Шляков, 1961). Рыковский (1980) приводит для этого вида следующую амплитуду кислотности: pH солевой — 2.7—6.3. P. Stringer и M. Stringer (1973) отмечают, что *A. palustre* встречается на более сухих микроповышениях, чем окружающее пространство, как под кронами, так и вне крон, и при этом не выносит присутствия извести.

В Муйской котловине *A. palustre* растет в местах со средним и избыточным увлажнением (57—401 %), кислой реакцией среды (pH водный — 3.7—5.9, pH солевой — 2.8—5.3). У этого вида с уменьшением кислотности и увеличением влажности субстрата наблюдается уменьшение прироста, продуктивности и плотности мохового ковра (см. табл. 1, 2).

Дубровина (1964) относит *A. palustre* к видам с широкой амплитудой приспособленности к освещенности, К. П. Буш и А. А. Аболинь (1968) — к группе мхов средней светолюбивости, Шляков (1961) — к светолюбивым видам.

В Муйской котловине *A. palustre* отмечен в условиях затенения чаще, чем *A. turgidum*, но встречается и на открытых участках.

Изученные нами виды мхов обладают широкой амплитудой приспособленности к почвенной влажности, и их распространение в зависимости от нее в основном ограничивается способностью переносить или не переносить застойные условия увлажнения; их не переносят *Rhytidium rugosum* и могут переносить *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*.

При общей широкой амплитуде влажности максимальная встречаемость каждого вида мха связана с определенными ее значениями (в таких оптимальных условиях мхи образуют синузии). На рис. 1 графически изображена встречаемость некоторых видов мхов в зависимости от тех или иных значений влажности. При влажности 1—50 % максимальную встречаемость имеют *Rhytidium rugosum* и *Ptilidium ciliare*. В условиях сильного увлажнения (51—200 %) преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, в широком диапазоне почвенной влажности (101—400 %) встречается *Aulacomnium palustre*.

Также большое влияние на произрастание мхов оказывает pH среды. При совпадении общей амплитуды кислотности встречаемость мхов при тех или иных ее значениях у каждого вида различная (рис. 2, *3*, *5*). Так, при кислой реакции наиболее часто совместно произрастают *Pleurozium schreberi* и *Ptilidium ciliare*, но максимальная встречаемость *P. ciliare* приходится на более узкий диапазон кислой реакции среды (pH водный — 4.6—5.0, pH солевой — 4.1—4.5), чем у *P. schreberi* (pH водный — 4.6—5.5, pH солевой — 4.6—5.0) (рис. 2, *3*). Также при совпадении общей амплитуды кислотности у видов *Aulacomnium turgidum* и *A. palustre* максимальная встречаемость *A. palustre* связана с более узким диапазоном реакции среды (pH водный — 4.6—5.0, pH солевой — 4.1—4.5), чем у *A. turgidum* (pH водный — 4.1—5.0, pH солевой — 3.1—4.0) (рис. 3, *5*). Два максимума встречаемости — один, связанный с сильнокислой (pH водный — 4.6—5.5, pH солевой — 4.1—4.5), другой — со слабокислой и нейтральной (pH водный — 6.6—7.0, pH солевой — 6.1—6.5) реакциями среды, — имеет *Rhytidium rugosum* (рис. 2, *1*).

Распределение мхов в пределах каждого типа леса связано с освещенностью, и в зависимости от отношения к ней мхи занимают различные ниши. Так, *Ptilidium ciliare* встречается среди кустарничков в основном в подкроновых пространствах. *Rhytidium rugosum* широко распространен как на открытых внекроновых пространствах (без кустарничков), так и в затенении, создаваемом древесным и кустарниковым ярусами (но также без кустарничкового покрова).

*Pleurozium schreberi* занимает между ними промежуточное положение — избегает густых подкроновых пространств и не встречается на открытых без кустарничкового покрова участках. *Aulacomnium turgidum* по сравнению с *A. palustre* более обычен на открытых внекроновых пространствах.

Подводя итог изучению влияния экологических факторов на рост и развитие мхов, показателем которых являются их прирост, продуктивность и плотность мохового ковра, можно отметить следующее.

Показатели роста и развития мхов находятся в довольно сложной связи друг с другом. Продуктивность имеет с приростом не прямую связь, а зависит еще и от плотности мохового ковра. Таким образом, вывод о влиянии экологических факторов на рост и развитие мхов, сделанный только по одному из этих показателей, может дать неверное представление об экологии мхов.

О влиянии экологических факторов на рост и развитие мхов следует судить по одновременному изменению прироста, продуктивности и плотности мохового ковра.

## ЛИТЕРАТУРА

*Арискина Н. П.* Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 658—672. — *Бардунов Л. В.* Материалы по флоре мхов северо-восточного побережья Байкала.— Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, вып. 7, сер. биол., Ботаника. Благовещенск, 1958, с. 97—105. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 120 с. — *Бардунов Л. В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 330 с. — *Буш К. П.*, *Аболинь А. А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Вопросы гидромелиорации. Рига: Зинатне, 1968, с. 71—126. — *Дубровина А. В.* К экологии некоторых видов напочвенных лесных мхов. — В кн.: Докл. науч. конф. Ярославск. гос. пед. ин-та. Ярославль, 1964, т. 2, вып. 4, с. 47—52. — *Илометс М. А.* Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 2, с. 279—290. — *Косачева Л. А.* Мхи Среднего Приобья и их биологическая продуктивность: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Владивосток, 1977. 20 с. — *Косачева Л. А.* Запасы фитомассы мхов в некоторых типах леса Среднего Приобья. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 323—330. — *Родин Л. Е.*, *Ремезов Н. П.*, *Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с. — *Рыковский Г. Ф.* Мохообразные Березинского заповедника. Минск: Наука и техника, 1980. 135 с. — *Смоляницкий Л. Я.* Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1262—1272. — *Тархова Т. Н.* О влиянии почвенных факторов на развитие мхов. — Экология, 1970, № 4, с. 30—39. — *Тархова Т. Н.* Эколого-фитоценотическая характеристика синузий лесных зеленых мхов северо-запада РСФСР: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1972. 18 с. — *Тархова Т. Н.*, *Ипатов В. С.* Влияние освещенности и опада на развитие некоторых видов мхов. — Экология, 1975, № 1, с. 58—65. — *Тишков А. А.* К методике определения биомассы мхов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, № 1, с. 111—117. — *Шляков Р. Н.* Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1961. 249 с. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР. Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 189 с. — *Stringer P. W.*, *Stringer M. H. L.* Studies on the bryophytes of Southern Manitoba. 7. Distribution of the terrestrial bryophytes in a black spruce bog in Bird's Hill Provincial Park. — Bryologist, 1973, vol. 76, p. 252—259.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VI 1984.

УДК 581.526 (282.251.1) Бот. журн., т. 70, № 10

Ю. В. Науменко

# СТРУКТУРА ФИТОПЛАНКТОНА СРЕДНЕЙ ОБИ

Yu. V. NAUMENKO. PHYTOPLANKTON STRUCTURE IN THE MIDDLE OB RIVER

В результате проведенных исследований выявлен состав фитопланктона Средней Оби. Показаны различия в видовом отношении четко выделившихся двух участков реки. Выявлен «болотный комплекс» водорослей, постоянно встречающихся в нижнем течении Средней Оби. Отмечено увеличение качественного разнообразия водорослей при продвижении вниз по течению, что связано с влиянием ряда экологических факторов.

Сведения о водорослях Средней Оби, расположенной в таежной зоне Западной Сибири между устьями рек Томь и Иртыш, до последнего времени ограничивались работой Л. Г. Пирумовой (1973), в которой рассматривались лишь диатомовые водоросли обрастаний у г. Сургута.

Материалом для настоящей работы послужили сборы, проведенные автором, принимавшим участие в межинститутской комплексной экспедиции СО АН СССР по изучению перераспределения водных ресурсов Западной Сибири. Пробы фитопланктона отбирали в июне, сентябре, октябре 1979—1981 гг. на десяти гидробиологических разрезах, приуроченных к крупным населенным пунктам (см. рисунок).

За период исследований обнаружены 254 вида водорослей (представленных 338 разновидностями и формами), относящихся к семи отделам: диатомовым — 132, зеленым — 86, эвгленовым — 17, золотистым — 9, синезеленым — 8, желтозеленым — 1, динофитовым — 1.

Диатомовые водоросли *Bacillariophyta* — самый многочисленный отдел — 132 вида, что составляет почти 52 % от общего числа видов фитопланктона. Наряду со значительным видовым разнообразием диатомей следует отметить и их преобладание в количественном отношении, особенно представителей истинно планктонных водорослей класса *Centrophyceae* (14 видов из 4 родов) как в летний, так и в осенний периоды. Наиболее разнообразен (для всего среднего течения Оби) из этого класса род *Aulacosira* Thw. (6 видов), представители которого вегетировали в массе — *Aulacosira italica* var. *italica* (Ehr.) Simonsen, *A. italica* var. *tenuissima* (Grun.) Simonsen, *A. granulata* (Ehr.) Simonsen var. *granulata*, *A. granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Simonsen. В осенние периоды был широко представлен внутривидовыми таксонами *A. italica*, встречающийся в районе от пос. Каргасок до устья Иртыша. Обычен в планктоне род *Cyclotella* Kütz. (5 видов), преобладает *C. meneghiniana* Kütz. Постоянно на всем протяжении Средней Оби отмечен *C. atomus* Hust., ранее обнаруженный только у г. Новосибирска (Генкал, Левадная, 1980). Из других центрических диатомей на всем протяжении исследуемого участка, но несколько больше в количественном отношении в июне встречались виды родов *Cyclostephanos* Round и *Stephanodiscus* Ehr.

В фитопланктоне Средней Оби основную роль в видовом разнообразии среди диатомей играли представители класса *Pennatophyceae* — 118 видов, относящихся к 29 родам. Несмотря на то что пеннатные являются главным образом бентическими формами, они постоянно встречались в планктоне. Ведущее место среди них принадлежит роду *Eunotia* Ehr. (16 видов). Этот род был представлен большим числом видов на всем протяжении от пос. Каргасок до устья Иртыша с максимумом у г. Сургута, что ранее также отмечала Пирумова (1973). Несколько меньше число видов здесь у родов *Navicula* Bory (14 видов) и *Pinnularia* Ehr. (12 видов).

Значительная роль в планктоне реки представителей родов *Eunotia* и *Pinnularia* объясняется мощной подпиткой среднего течения Оби ее многочисленными крупными и мелкими притоками, протекающими по заболоченной территории Западной Сибири. Виды указанных родов, по заключению П. П. Ширшова (1982), образуют своеобразный «болотный комплекс», который четко




Схема распределения гидробиологических створов (отмечены *стрелкой*) на Средней Оби.

прослеживается в нижнем течении Средней Оби. Роды, имеющие небольшое число видов, иногда играют существенную роль в альгофлоре реки благодаря значительной численности и биомассе, это — *Asterionella* Hass., *Diatoma* DC., *Tabellaria* Ehr., *Fragilaria* Lyngb. и другие, виды которых в разные годы достигали значительного количественного развития. Другие представители класса *Pennatophyceae* чаще встречались в июне в незначительном количестве и не играли заметной роли в фитопланктоне реки.

Второе место по видовому разнообразию в альгофлоре Средней Оби занимают зеленые водоросли *Chlorophyta* — 86 видов (34 %). Принадлежат они к 3 классам, 3 порядкам и 25 родам. Из них в фитопланктоне реки обычны хлорококковые *Chlorococcophyceae*, конъюгаты *Conjugatophyceae* и вольвоксовые *Volvocophyceae* водоросли. Небольшим числом видов (63) характеризуются хлорококковые, относящиеся к 20 родам. Существенного развития на всем среднем течении Оби они достигали в сентябре, причем на первом месте по числу видов стоят роды *Scenedesmus* Meyen (11 видов), *Pediastrum* Meyen (6), *Ankistrodesmus* Corda (7). Из класса конъюгат, представленного 21 видом, следует выделить род *Closterium* Nitzsch (17 видов). Представители последнего встречались на участке Оби от пос. Каргасок до устья Иртыша с наибольшим разнообразием у г. Сургута. Из вольвоксовых на исследуемом участке реки были встречены *Pandorina morum* (Müll.) Bory и *Eudorina elegans* Ehr. Для них отмечены несколько большие величины численности у левого берега, что, очевидно, связано с незначительными скоростями течения в данном местообитании и лучшей прогреваемостью воды.

Эвгленовые водоросли *Euglenophyta* по числу видов (17) занимают третье место. Все они относятся к порядку *Euglenales* к 4 родам — *Trachelomonas* Ehr., *Strombomonas* Defl., *Euglena* Ehr., *Monomorphina* Mereschk. Сравнительно разнообразно представлены два рода — *Trachelomonas* (10 видов) и *Strombomonas* — (4). На всем участке исследования чаще других встречались *T. volvocina* Ehr., *T. planctonica* Swir. и *S. acuminata* (Schmarda) Defl. По нашим наблюдениям, эвгленовые водоросли в заметном количестве появлялись в сентябре при низких уровнях воды. Аналогичную картину на реках Кузнецкого Алатау наблюдала Т. А. Сафонова (1982). Чаще всего эвгленовые обнаруживались в районе крупных городов у левого мелководного берега с замедленным течением и более высокой температурой воды.

Золотистые водоросли *Chrysophyta* в планктоне Средней Оби представлены 9 видами (4 %) из 3 родов, относящихся к порядку *Ochromonadales*. Наиболее разнообразен род *Dinobryon* Ehr. (7 видов), виды которого интенсивно вегетировали в июне 1980 г. (*D. divergens* Imhof, *D. bavaricum* Imhof.). Единичными экземплярами представлены роды *Uroglena* Ehr. и *Pseudokephyrion* Pasch. emend Schmid.

Синезеленых водорослей *Cyanophyta* в Средней Оби отмечено 8 видов (3 %) из 7 родов, относящихся к классам *Chroococcophyceae* и *Hormogoniophyceae*. Значительное развитие и активная вегетация их были отмечены в сентябре. Класс *Chroococcophyceae* представлен 5 видами из 4 родов. Наиболее характерными для планктона реки являются *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. f. *aeruginosa* et f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., а также *Gomphosphaeria lacustris* Chod. f. *lacustris* et f. *compacta* (Lemm.) Elenk. и др. Из класса *Hormogoniophyceae* в Средней Оби обнаружены 3 вида. Чаще других встречался *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, вызывая в сентябре 1979 и 1981 гг. «цветение» воды. В районе выше устья р. Томи отмечен

максимум его развития, интенсивная вегетация прослеживалась до пос. Каргасок. Кроме указанного вида, в фитопланктоне встречались *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. и *Oscillatoria limosa* Ag.

Динофитовые и желтозеленые водоросли встречались единично. И. А. Киселев (1970) отмечал бедность низовьев Оби динофитовыми водорослями; по нашим наблюдениям, это характерно и для среднего течения реки.

В разные годы наблюдений состав фитопланктона в количественном и качественном отношениях был неодинаков. Наибольшим видовым разнообразием выделялся фитопланктон 1980 и 1981 гг., насчитывавший соответственно 185 и 183 вида. Наименьшее число видов было отмечено в фитопланктоне многоводного 1979 г. — 121 вид (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Число видов водорослей, найденных за период исследования в Средней Оби

| Отдел | Год | | |
|---|---|---|---|
| | 1979 | 1980 | 1981 |
| *Cyanophyta* | 3 | 7 | 6 |
| *Dinophyta* | — | 1 | 1 |
| *Chrysophyta* | 3 | 8 | 2 |
| *Bacillariophyta* | 68 | 99 | 105 |
| *Xanthophyta* | — | 1 | — |
| *Euglenophyta* | 6 | 15 | 8 |
| *Chlorophyta* | 41 | 54 | 61 |
| Всего . . . . | 121 | 185 | 183 |

ТАБЛИЦА 2

Ведущие по числу видов роды водорослей двух участков Средней Оби

| Верхний участок | | Нижний участок | |
|---|---|---|---|
| род | число видов | род | число видов |
| *Navicula* | 9 | *Closterium* | 17 |
| *Scenedesmus* | 9 | *Eunotia* | 16 |
| *Nitzschia* | 7 | *Navicula* | 12 |
| *Cymbella* | 6 | *Pinnularia* | 12 |
| *Aulacosira* | 5 | *Scenedesmus* | 10 |
| *Surirella* | 4 | *Nitzschia* | 9 |
| *Trachelomonas* | 4 | *Trachelomonas* | 7 |
| *Pediastrum* | 4 | *Cymbella* | 7 |
| *Ankistrodesmus* | 4 | *Dinobryon* | 6 |
| *Tetrastrum* | 4 | *Aulacosira* | 6 |
| *Cyclotella* | 3 | *Fragilaria* | 6 |
| *Diatoma* | 3 | *Synedra* | 6 |
| *Synedra* | 3 | *Ankistrodesmus* | 6 |
| *Cocconeis* | 3 | *Cyclotella* | 5 |
| *Tetraëdron* | 3 | *Gomphonema* | 5 |
| *Crucigenia* | 3 | *Pediastrum* | 5 |
| *Closterium* | 3 | *Strombomonas* | 4 |
| | | *Stauroneis* | 4 |
| | | *Surirella* | 4 |
| | | *Tetraëdron* | 4 |
| | | *Lagerheimia* | 4 |
| | | *Crucigenia* | 4 |

Распространение водорослей на участке исследования неравномерно и находится в тесной связи с экологическими условиями. По развитию водорослей в Средней Оби можно выделить два участка реки. Значительным видовым

разнообразием характеризуется фитопланктон на участке пос. Каргасок—устье Иртыша (расстояние свыше 600 км), менее разнообразен он на участке от устья р. Томи до пос. Каргасок (расстояние около 500 км). Анализ особенностей состава фитопланктона мы проводим на уровне вида (Юрцев, 1968, и др.). Были составлены родовые спектры указанных участков (табл. 2).

Анализ родовых спектров показал, что на верхнем участке (устье р. Томи—пос. Каргасок) обнаружены представители 55 родов, из них одновидовых — 31, ведущее место по числу видов принадлежит пяти родам, занимающим верхнюю часть родового спектра (табл. 2), которые характерны для большинства рек умеренных широт с медленным течением, средними температурными показателями воды. Преобладание в планктоне рек диатомовых и зеленых (хлорококковых) отмечалось и для Днепра (Приймаченко, 1981), Волги (Волошко, 1971) и других рек.

Нижний участок (пос. Каргасок—устье Иртыша) характеризовался значительно большим видовым разнообразием, чем первый, — общее число отмеченных родов 71. Ведущими по числу видов были восемь родов (табл. 2). Полученные результаты подтверждают вывод А. И. Толмачева (1970) о том, что систематическая структура флоры обычно определяет ее региональную принадлежность. Большое влияние болот, окружающих изучаемый участок реки, приводит к увеличению числа видов болотного комплекса, в который входят роды *Eunotia*, *Pinnularia* и десмидиевые водоросли, обильно представленные родом *Closterium*, занимающие верхнюю часть родового спектра (табл. 2). Названные роды по числу видов занимают ведущее место в составе фитопланктона нижнего участка.

Сравнение родовых спектров двух участков реки обнаруживает значительное видовое разнообразие фитопланктона нижнего участка по сравнению с верхним. По-видимому, это связано с влиянием комплекса биотических и абиотических факторов на нижнем участке. Этот участок реки принимает большое число притоков, протекающих по заболоченной территории, кроме того, он характеризуется наличием огромного числа проток, стариц, ручейков, в результате чего фитопланктон главной реки значительно обогащается.

Если не принимать во внимание виды из родов болотного комплекса (табл. 2), то можно заметить сходство двух участков по ведущим родам. В этом случае роды *Navicula*, *Scenedesmus*, *Nitzschia*, *Cymbella* в нижнем участке тогда займут главенствующее положение, как и в верхнем. Наличие значительного числа видов рода *Trachelomonas* на нижнем участке объясняется большим содержанием железа, достигающим иногда значения 5 мг/л (Баранов, 1966) и наличием гуминовых веществ, что согласуется с данными З. И. Асаул-Ветровой (1978) о развитии трахеломонад в водоемах Украины. Гуминизация вод Средней Оби объясняется сильной заболоченностью исследуемого региона.

Таким образом, в результате проведенных исследований определен видовой состав фитопланктона Средней Оби, в котором преобладали диатомовые водоросли, причем в маловодный год отмечено большее видовое разнообразие водорослей, чем в многоводный. Замечено увеличение качественного разнообразия водорослей при продвижении вниз по течению, что связано с влиянием ряда экологических факторов.

## ЛИТЕРАТУРА

*Асаул-Ветрова З. И.* Экологические особенности эвгленовых водорослей и закономерности распределения их на территории Украины. — В кн.: Проблемы гидробиологии и альгологии. Киев: Наук. думка, 1978, с. 49—67. — *Баранов И. В.* Ожидаемый гидрохимический режим Нижне-Обского водохранилища и Обской губы. — В кн.: Гидростроительство и рыбное хозяйство в Нижней Оби. Тюмень: Средне-Уральск. кн. изд-во, 1966, с. 32—55. — *Волошко Л. Н.* Видовой состав фитопланктона Нижней Волги и ее дельты. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1647—1680. — *Генкал С. И.*, *Левадная Г. Д.* Новые данные к флоре диатомовых водорослей реки Оби. — В кн.: Нов. сист. низш. раст., 1980, т. 17, с. 3—7. — *Киселев И. А.* О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях Нижней Оби и Иртыша. — В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Ч. 1 (3), Новосибирск: Наука, 1970, с. 41—54. — *Пирумова Л. Г.* Диатомовые водоросли в поверхностном слое воды и в обрастаниях р. Оби. — В кн.: Природные условия Западной Сибири. Вып. 4. М.: МГУ, 1973, с. 82—89. — *Приймаченко А. Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 278 с. — *Сафонова Т. А.* Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*) в водоемах Кузнецкого Алатау. — Бот.

журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1508—1513. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. — Вестн. ЛГУ, отд. биол., 1970, т. 15, № 3, с. 62—74. — *Ширшов П. П.* Очерк диатомового планктона р. Невы и ее притоков по наблюдениям летом 1929 г. — В кн.: Планктон арктических вод. М.: Наука, 1982, с. 32—49. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 235 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 I 1984.

---

УДК 581.526.53 (571.52)

Бот. журн., т. 70, № 10

**Б. Б. Намзалов**

# ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПО ЮЖНОМУ МАКРОСКЛОНУ НАГОРЬЯ САНГИЛЕН В ТУВИНСКОЙ АССР

B. B. NAMZALOV. THE REGULARITIES OF DISTRIBUTION OF THE VEGETATION ON THE SOUTHERN MACROSLOPE OF THE SANGILEN UPLAND IN TUVA ASSR

Дается характеристика растительного покрова нагорья Сангилен, закономерностей высотного размещения растительных сообществ, ценотического разнообразия. Анализируется структура растительности в пределах выделенных высотных поясов.

Нагорье Сангилен — один из крупных горных узлов юга Средней Сибири. Оно включает территорию, расположенную к востоку от хр. Танну-Ола, а с северной стороны ограниченную высокогорными цепями Восточно-Тувинского нагорья. Район наших исследований относится к той части нагорья Сангилен, которая образует бассейн Тэс-Хема — на водоразделах рек Нарын, Качик, Тарги и др. Вследствие расположения в «дождевой тени» находящихся на севере высокогорий эта наиболее южная часть нагорья в общем отличается сухостью, низкими средними годовыми температурами с максимальной амплитудой их в течение суток.

Пограничное положение нагорья Сангилен между типично таежными районами Сибири и степными регионами Северо-Западной Монголии позволяет предположить, что этот горный узел должен быть интересным объектом в ботанико-географическом отношении, но сведения о его флоре и растительности очень скудны и ограничиваются лишь краткими описаниями ряда широко распространенных формаций растительного покрова Сангилена (Соболевская, 1950).

В статью включены данные, собранные летом 1979 г. во время маршрутных исследований, которые сопровождались крупномасштабным картографированием ключевых участков, расположенных в разных высотных поясах.

В соответствии с природными условиями растительный покров нагорья Сангилен характеризуется сложной структурой, разнообразием и пестротой типологического состава. Степи — доминирующий тип растительности Сангилена по его южному макросклону. Они на разных высотах сочетаются с травяными лиственничными лесами, зарослями кустарников в поймах рек, тундровыми ландшафтами в высокогорьях. Вследствие большого диапазона высот (от 1000 до 2500 м над ур. м.) в растительном покрове хорошо выявляются закономерности высотной поясности (рис. 1). Спектр высотных поясов включает степной (на подгорных равнинах), разделяющийся на подпояса сухих (с участием пустынно-степных видов) и настоящих дерновинно-злаковых степей; лесной, подразделенный нами на два подпояса: таежных и травяных остепненных лесов; высокогорный, состоящий из трех подпоясов: криофитных степей в сочетании с кобрезиевниками, горных тундр и разреженной растительности по каменистым россыпям.

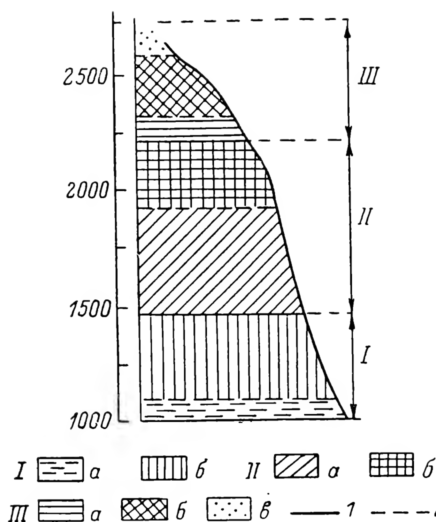



Рис. 1. Схема поясности растительного покрова нагорья Сангилен (южный макросклон).

*I* — степной пояс: *а* — сухие дерновинно-злаковые с участием пустынно-степных видов песчаные степи с кустарниками (*Caragana bungei*, *C. pygmaea*, *Atraphaxis frutescens*); *б* — настоящие дерновинно-злаковые степи с кустарниками (*Caragana bungei*, *C. pygmaea*); *II* — пояс горной степи и леса: *а* — разнотравно-дерновинно-злаковые степи на южных склонах в сочетании с травяно-кустарниковыми или травяными лиственничными лесами; *б* — горные луговые разнотравно-дерновинно-злаковые степи на южных слонах в сочетании с таежными лиственничными лесами; *III* — высокогорный пояс: *а* — криофильные степи в сочетании с кобрезиевниками; *б* — горные тундры (ерниковые, лишайниковые, травяные); *в* — фрагменты горных тундр и пустошей среди каменистых россыпей, *1* — граница поясов, *2* — граница подпоясов. *По оси ординат* — высота, м над ур. м.

Степная растительность нагорья Сангилен по особенностям флористического состава, структуры фитоценозов и высотной их приуроченности может быть дифференцирована на 5 подтипов: 1 — сухие дерновинно-злаковые степи с участием пустынно-степных видов, представленные не только коренными плакорными типами, но и петрофитными и псаммофитными вариантами, а также дигрессионными типами; характерны для равнинных и низкогорных частей (1000—1100 м над ур. м.); 2 — настоящие степи, представленные также плакорными типами и петрофитными и дигрессионными вариантами; распространены в низкогорном и среднегорном поясах (1100—1400 м); 3 — разнотравно-дерновинно-злаковые степи, петрофитные и дигрессионные варианты, распространенные в диапазоне высот 1400—1800 (1900) м; степи в этом подпоясе сочетаются с лиственничными травяными лесами; 4 — горные луговые разнотравно-дерновинно-злаковые степи и петрофитные варианты, характерные для высот 1900—2100 м; они образуют сложные сочетания с травяными и таежными лиственничными лесами; 5 — высокогорные криофильные степи, которые распространены на высотах от 2100—2200 до 2300 (2400) м.

Для выяснения особенностей состава и структуры степей нами были заложены эталонные (ключевые) участки на разных высотных отметках, где господствуют указанные ранее высотно-поясные типы. Карты ключевых участков составлены с учетом распространения типов сообществ (ассоциаций), выделенных по эколого-физиономическому принципу (см. легенду к рис. 2).

Для характеристики растительности низкогорной, подгорно-шлейфовой части южного макросклона нагорья Сангилен, где господствуют сухие дерновинно-злаковые степи с участием пустынно-степных группировок, был закартирован ключевой участок (рис. 2, *Т*) в урочище Тэс, расположенный по правобережью р. Тэс-Хем. В геоморфологическом отношении он является краевой частью южных предгорий нагорья Сангилен. По рельефу — это приподнятая в среднем на 1000—1100 м полого-увалистая равнина с рядом останцовых грядовых возвышенностей и одиночными выступами острозубчатых гребней интрузивных пород (гора Кецик-Ула), достигающих 1400—1500 м высоты.

По надпойменным террасам р. Тэс-Хем, подгорным равнинам до высоты 1300—1400 м на светлокаштановых и каштановых супесчаных почвах широкое развитие имеют карагановые (*Caragana bungei*, *C. pygmaea*),[1] змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*), ковыльные (*Stipa krylovii*) сухие степи (рис. 2, *26*, *а*, *б*; *28*, *а*, *б*).[2] В травостое этих степей наряду с дерновинными злаками — *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* — устойчиво содоминирует *Carex duriuscula*, а из полукустарничков по обилию выделяются *Artemisia frigida*, *Kochia prostrata*. К характерным видам относятся *Potentilla acaulis*, *Iris humilis*, *Chenopodium aristatum*, *Veronica incana*, *Heteropappus altaicus*, *Serratula centauroides*. Общее проективное покрытие травостоя — 45—60 %.

Большие площади занимают змеевково-лапчатковые (*Potentilla acaulis*, *Cleistogenes squarrosa*) степи (*31а*, *б*), представляющие собой одну из заключи-

[1] Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1981).

[2] Здесь и далее цифры в скобках объяснены в легенде к рис. 2.

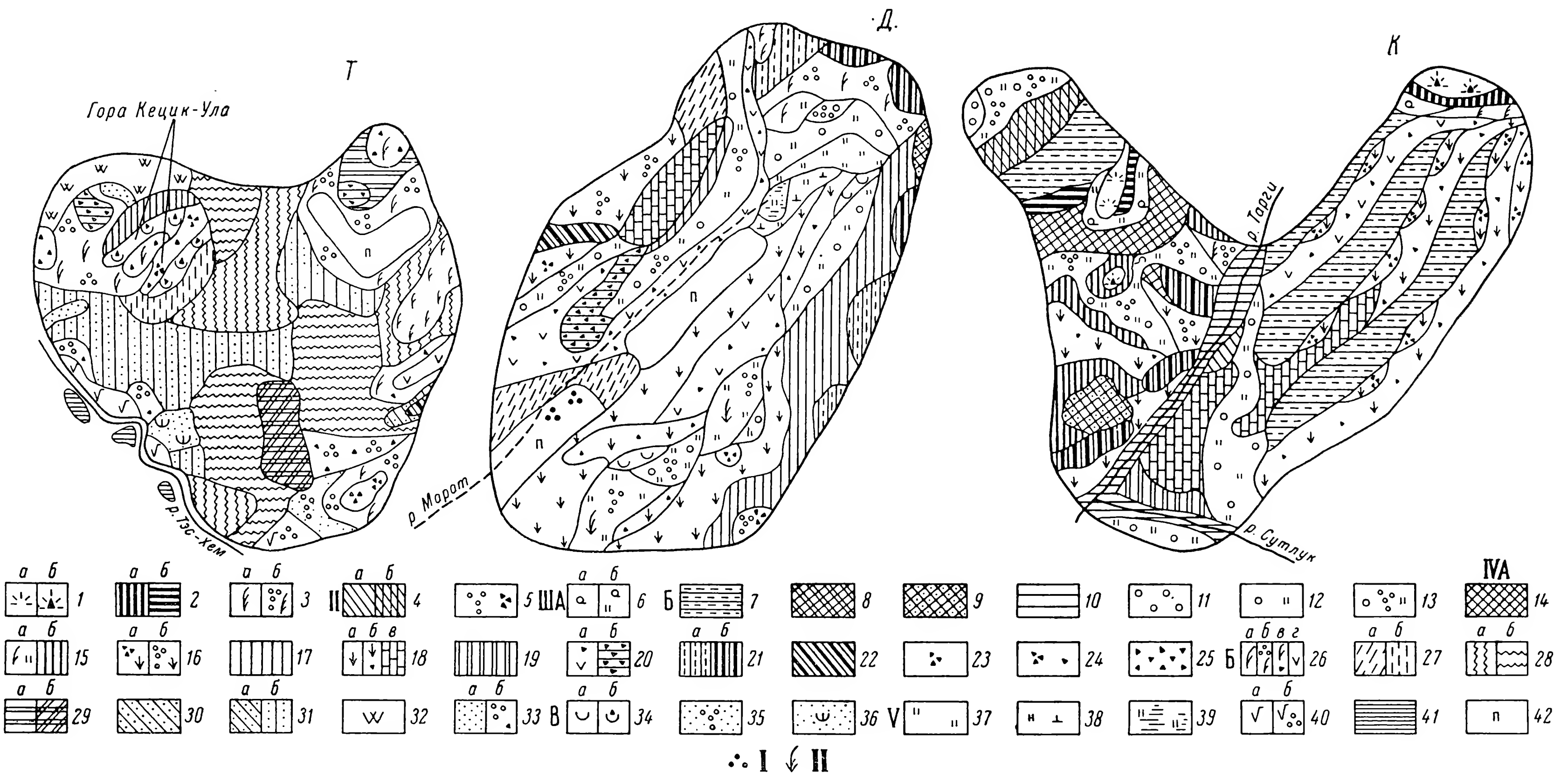



Рис. 2. Карты растительности ключевых участков по южному макросклону нагорья Сангилен.

*Т* — в урочище Тэс (высота 1000—1400 м над ур. м.), *Д* — в урочище Дэрэлжи (высота 1400—2000), *К* — в урочище Качик (высота 1800—2400). *I* — заросли *Caragana spinosa* по террасам р. Марат, *II* — участие *Stipa pennata* в степных сообществах.

тельных стадий дигрессии ковыльных степей на почвах легкого механического состава (каштановых супесчаных). Среди разнообразия вторичных степей выделяются лапчатково-твердоватоосоковые (*Carex duriuscula*) степи (*32*). Встречаются они на шлейфах склонов, на равнинных участках небольших депрессий, притеррасных понижениях. Заметную роль играют луки — *Allium anisopodium*, *A. odorum*, формирующие змеевково-луковые и луковые петрофитные степи (*29*, *а*, *б*). Склоны невысокого мелкосопочника и останцовых гор покрыты полынно-ковыльковыми (*Stipa orientalis*, *S. krylovii*, *Artemisia frigida*, *A. santolinifolia*) степями (*34*, *а*, *б*), а также кустарниковыми разнотравно-плаунковыми (*Selaginella sanguinolenta*) петрофитными сообществами (*24*). На навеянных песчаных массивах по древним террасам р. Тэс-Хем, по склонам пологих балок, шлейфов гор распространены кустарниковые (*Atraphaxis frutescens*, *Caragana bungei*) солянково-верблюдковые (*Agriophyllum squarrosum*) (*35*), марево-бассиевые (*Bassia dasyphylla*) песчаные опустыненные степи (*36*).

Долина р. Тэс-Хем в прирусловой части занята ивовыми (*Salix microstachya*, *S. ledebouriana*) зарослями (*41*). В притеррасной части они замещаются леймусово-чиевыми (*Achnatherum splendens*, *Leymus paboanus*) солончаковатыми сообществами, по-монгольски называемыми дэрисниками (*40*, *а*, *б*), иногда с большим участием *Caragana spinosa*.

Северо-восточнее пограничного поста Цаган-Тологой, где р. Тэс-Хем вступает в пределы Тувы, грядово-холмистая равнина, пересеченная многочисленными эрозионными ложбинами, оканчивается несколькими широкими долинами (Марат, Баянгол и др.). В качестве ключевого участка, характеризующего среднегорную ступень, было выбрано урочище Дэрэлжи, которое включает долину р. Марат (высота 1600 м) и ограничивающие ее невысокие здесь отроги Сангилена (рис. 2, *Д*).

Высотный ряд разнотравно-дерновинно-злаковых и горных луговых степей, которые начинаются с высоты 1400 м, мы относим к поясу горных степей и лесов (рис. 1). Леса на всем протяжении этого пояса приурочены исключительно к склонам северных экспозиций. Широко распространены лиственничные травяные (*Bromus pumpellianus*, *Calamagrostis pavlovii*, *Carex amgunensis*, *Vicia multicaulis*) леса с обилием кустарников *Spiraea media*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Lonicera altaica* (*12*, *13*).

Наиболее характерной формацией подпояса разнотравно-дерновинно-злаковых степей является типчаковая (*Festuca valesiaca*), причем большее распространение имеют петрофитные варианты типчаковых степей, приуроченные обычно к горным каштановым малоразвитым почвам. На сильно инсолируемых склонах южных экспозиций формируются типчаковые петрофитные сообщества с участием *Goniolimon speciosum*, *Veronica incana*, *Alyssum obovatum* (*27*, *а*, *б*). В менее ксерофитных разнотравно-типчаковых степях в верхней части пояса группа разнотравья по числу видов более богата и представлена *Gentiana decumbens*, *Thalictrum foetidum*, *Aster alpinus* (*19*, *20*, *а*, *б*). Там в обилии встречается *Carex pediformis*.

Подпояс горных луговых степей начинается с высоты 1800 (1900) м над ур. м. Овсецовые (*Helictotrichon altaicum*) степи — господствующая формация подпояса. В своем распространении эти степи связаны с горными темнокаштановыми почвами, южными и обыкновенными черноземами (Носин, 1963). Сообщества с доминированием *H. altaicum* встречаются и в подпоясе разнотравно-дерновинно-злаковых степей, но здесь они представлены более ксерофитными типами. Для них характерен следующий комплекс видов: *Poa attenuata*, *Festuca valesiaca*, *Elytrigia gmelinii*, *Allium clathratum* (*19*, *22*). Более мезофитные овсецовые степи с господством лугово-степных (*Polygala hybrida*, *Schizonepeta multifida*, *Gentiana decumbens*, *Allium lineare*) и некоторых лугово-лесных (*Aconitum barbatum*, *Anemone sylvestris*, *Vicia multicaulis*) видов, образующие подпояс горных луговых степей (*15*, *а*, *б*), начинают появляться с высоты 1800 м. Небольшими участками, преимущественно в контактной полосе с травяными лиственничными лесами, встречаются полидоминантные разнотравно-злаковые, осоковые (*Carex pediformis*, *C. amgunensis*, *Bromus pumpellianus*, *Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Bupleurum multinerve*) луговые степи (*16*, *а*, *б*, *17*). Травостой этих степей густой — до 90 % проективного покрытия.

Для растительности этого пояса характерно широкое распространение горно-степных мезоксерофитов — *Carex pediformis*, *Coluria geoides*, *Artemisia dolosa* (*18*, *а*, *б*). Нередко *Carex pediformis* выступает в качестве эдификатора кустарниковых злаково-осоковых степей (*16*, *б*, *18*, *в*). В условиях сухого и резко континентального климата Тувы луговые степи не имеют широкого распространения.

Для распадков, узких долин, расположенных на более увлажненных, дренированных шлейфах склонов, в этом подпоясе характерны остепненные разнотравные (*Hordeum brevisubulatum*, *Geranium pseudosibiricum*, *Galium boreale*) луга (*38*). Изредка на местах выхода грунтовых вод развиваются болотистые ситниково-безжилкоосоковые луга (*39*).

К числу интересных степных фитоценозов в рассматриваемом подпоясе может относиться проломниково-хамеродосовая петрофитная степь (*23*), близкая по структуре и видовому составу к низкоразнотравным горным степям Забайкалья (Рещиков, 1961). Следует отметить еще один характерный элемент растительного покрова этого подпояса — пырейные (*Elytrigia gmelinii*, *E. geniculata*) степи на крутых каменистых южных склонах (*21*, *а*, *б*).

Растительность высокогорного пояса слагается из сочетания своеобразных криофитных степей с горными тундрами. Ключевой участок заложен в урочище Качик, охватывающий небольшую часть бассейна верхнего течения р. Тарги (рис. 2, *К*). В рельефе эталонного участка основное значение имеют крутосклонные, часто скалистые грядовые возвышения (2000—2200 м), спускающиеся к глубоким и узким речным долинам. Водоразделы в высокогорьях имеют платообразную форму (2300—2600 м) с возвышающимися кое-где скалистыми выступами карбонатных пород.

Высокогорные степи занимают узкую полосу по нижней границе высокогорного пояса. Основу травостоя этих степей составляют, помимо степных злаков и видов горно-степного разнотравья (*Poa attenuata*, *Koeleria cristata*, *Potentilla sericea*, *Eritrichium pectinatum*), типично высокогорные виды (*Carex rupestris*, *Festuca kryloviana*, *F. ovina*, *Potentilla nivea*, *Saussurea schanginiana*) (*2*, *б*, *14*). На плакорах выше 2300 м безраздельно господствуют лишайниково-кобрезиевые, овсяницевые (*Festuca brachyphylla*, *F. ovina*) травяные тундры. Фрагментарно на более мелкоземистых пологих южных склонах получают распространение крупнодерновинные овсяницевые (*Festuca altaica*) сообщества, которые относятся к криофитным лугам (*3*, *а*, *б*).

В составе высокогорной растительности большие площади занимают ерниковые (*Betula rotundifolia*) тундры (*1*, *а*, *б*) и кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula*) криофитные сообщества (*2*, *а*, *б*). Вслед за А. А. Юнатовым (1950) и З. В. Карамышевой (1981) мы относим кобрезиевники к криофитным лугам. Однако на покатых южных склонах гор при заметном усилении сухости почв кобрезиевые луга сильно остепняются и уступают место криофитным осоково-кобрезиево-типчаковым (*Festuca kryloviana*, *Kobresia filifolia*, *Carex rupestris*, *Potentilla sericea*) степям (*2*, *б*). Подобные криоксерофитные сообщества отмечены на южном макросклоне Хангая, в Гобийском Алтае (Карамышева, Банзрагч, 1976; Карамышева, 1981; Банникова, 1983) и рассматриваются как высокогорные криофитные степи.

Распространение кобрезиевых криофитных лугов связано со щебнистыми темноцветными суглинистыми почвами (*2*, *а*, *б*). Довольно устойчивую группу содоминантов образуют высокогорные овсяницы (*Festuca ovina*,[3] *F. brachyphylla*), осоки (*Carex stenocarpa*, *C. ledebouriana*, *C. rupestris*) и *Ptilagrostis mongolica*. Иногда в них обильны *Pentaphylloides fruticosa*, *Caragana jubata* (*2*, *б*). Травостой кобрезиевых лугов густой — 80—90 % покрытия. Наиболее обычные виды разнотравья: *Potentilla nivea*, *Androsace bungeana*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Minuartia verna*, *Saxifraga cernua*, *Pedicularis verticillata* и др.

К числу наиболее характерных сообществ по крутым южным склонам в нижней части высокогорного пояса относятся мелкозлаково-пырейные (*Elytrigia gmelinii*, *Poa attenuata*) степи, в значительной степени насыщенные как высокогорными, так и горно-степными видами (*Kobresia filifolia*, *Carex pediformis*,

---

[3] Во всех случаях subsp. *sphagnicola*.

*C. rupestris*, *Festuca lenensis*, *Eritrichium pectinatum*) (*14*, *21*, *б*). Часто эти петрофитные злаковые степи на более мезофитных местообитаниях с достаточно развитым почвенным покровом (пологие распадки, шлейфы склонов) сочетаются с пышными разнотравно-злаковыми, овсецово-осоковыми степями (*16*, *б*, 17, 18, *а*, *б*).

Леса на территории ключевого участка, охватывающего верхнюю часть лесного пояса, представлены сочетанием таежных зеленомошно-брусничных лиственничных лесов на северных склонах гряд (*7*, *8*) с разнотравно-злаковыми (*Helictotrichon pubescens*, *Bromus pumpellianus*, *Vicia multicaulis*, *Iris ruthenica*, *Spiraea media*) лиственничными лесами на склонах иных экспозиций (*11—13*). В долинах рек получают распространение елово-лиственничные зеленомошные леса с подлеском из *Lonicera altaica*, *Caragana jubata* (*10*).

Таким образом, господствующие позиции в растительном покрове южного макросклона нагорья Сангилен занимают степи. Они распространены в широком диапазоне высот — от подгорных равнин (1000—1200 м) до высокогорий (2000—2500 м). Равнинные и низкогорные части макросклона заняты южными вариантами сухих дерновинно-злаковых степей с участием пустынно-степных видов (змеевковые, крыловоковыльные, полынно-ковыльковые и др.). В среднегорьях — разнотравно-дерновинно-злаковые степи (типчаковые, мятликовые, овсецовые и др.) с небольшими участками разнотравно-злаковых луговых степей, а в высокогорьях формируются сообщества криофильных степей (разнотравно-осоково-типчаковые с кобрезиями).

В составе лесной растительности основное значение имеют лиственничные травяные (остепненные) леса, а также таежные зеленомошно-брусничные (голубичные) лиственничные леса в верхней части лесного пояса.

Высокогорная растительность в основном представлена ерниковыми тундрами и кобрезиевыми криофитными лугами.

### Легенда к рис. 2

*I*. Горные тундры и высокогорные криофильные луга. *1*. Кустарниковые тундры: *а*) ерниково-карагановые (*Betula rotundifolia*, *Caragana jubata*) тундры с участием дриадовых (*Dryas oxyodontha*) сообществ; *б*) лишайниково-травяно-ерниковые (*Betula rotundifolia*, *B. humilis*, *Festuca ovina*, *Ptilagrostis mongolica*, *Cladonia alpestris*, *Cetraria cucullata*) тундры. *2*. Кобрезиевые пустоши, криофильные луга: *а*) лишайниково-овсяницево-кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula*, *Festuca ovina*, *F. brachyphylla*, *Cetraria cucullata*, *C. tilesii Alectoria ochroleuca*) пустоши; *б*) кустарниковые (*Caragana jubata*, *Pentaphylloides fruticosa*) осоково-злаково-кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula*, *Festuca ovina*, *Ptilagrostis mongolica*, *Carex stenocarpa*, *C. ledebouriana*) криофильные луга с фрагментами высокогорных кобрезиево-типчаковых (*Festuca kryloviana*, *F. lenensis*, *Kobresia filifolia*, *K. myosuroides*, *Carex rupestris*, *Potentilla nivea*, *P. sericea*, *Aster alpinus*, *Pulsatilla ambigua*) степей с участием *Caragana jubata*. *3*. Алтайскоовсяницевые криофильные луга: *а*) монголоовсецово-овсяницевые (*Festuca altaica*, *Helictotrichon mongolicum*, *Poa attenuata*) криофильные луга; *б*) кустарниковые (*Pentaphylloides fruticosa*) алтайскоовсецово-овсяницевые (*Festuca altaica*, *Helictotrichon altaicum*, *Carex pediformis*, *C. rupestris*) остепненные криофильные луга.

*II*. Кустарники. *4*. Заросли высокогорных кустарников: *а*) заросли кустарников (*Pentaphylloides fruticosa*, *Betula humilis*, *Caragana jubata*) по днищам падей, нижним частям склонов: *б*) заросли кустарников (*Pentaphylloides fruticosa*, *Betula humilis*) речных долин в верхнем течении рек. *5*. Заросли горно-степных кустарников (*Caragana splendens*, *Berberis sibirica*, *Lonicera microphylla*) на выходах коренных пород.

*III*. Леса. *А*. Подгольцовые редколесья: *6*. Лиственничные (*Larix sibirica*) подгольцовые редколесья: *а*) лиственничные редколесья с ерником (*Betula rotundifolia*) мохово-злаковые (*Festuca altaica*, *F. ovina*, *Ptilagrostis mongolica*), *б*) лиственничные редколесья осоково-овсяницевые (*Festuca altaica*, *F. ovina*, *Carex stenocarpa*, *C. ledebouriana*) с подлеском из *Betula humilis*, *B. rotundifolia*,

*Vaccinium uliginosum*. *Б*. Таежные леса: *7*. Лиственничные (*Larix sibirica*) зеленомошно-брусничные (*Rhodococcum vitis-idaea*) леса с подлеском из *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*. *8*. Лиственничные зеленомошно-брусничные леса с подлеском из *Lonicera altaica*. *9*. Лиственничные зеленомошно-разнотравно-злаковые (*Bromus pumpellianus*, *Poa glauca*, *Carex amgunensis*, *C. obtusata*, *Thalictrum petaloideum*, *Delphinium elatum*) леса с подлеском из *Spiraea media*, *Lonicera altaica*. *10*. Елово-лиственничные (*Larix sibirica*, *Picea obovata*) зеленомошные леса с подлеском из *Lonicera altaica*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Caragana jubata*, прирусловые. *В*. Травяные (остепненные) леса: *11*. Лиственничные (*Larix sibirica*) горошково-костровые (*Bromus pumpellianus*, *Vicia multicaulis*) леса. *12*. Лиственничные разнотравно-злаковые (*Calamagrostis pavlovii*, *Helictotrichon pubescens*, *Bromus pumpellianus*, *Iri sruthenica*, *Dianthus superbus*, *Anemone sylvestris*) леса. *13*. Лиственничные кустарниковые (*Spiraea media*, *Cotoneaster melanocarpus*) разнотравно-осоково-злаковые (*Bromus pumpellianus*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon altaicum*, *Koeleria cristata*, *Carex pediformis*, *C. obtusata*, *Vicia multicaulis*, *Iris ruthenica*, *Allium lineare*) леса. *IV*. Степи. *А*. Степи луговые и разнотравно-дерновинно-злаковые (высоко-, средне-, низкогорные): *14*. Мелкозлаково-пырейные (*Elytrigia gmelinii*, *Poa attenuata*, *Festuca lenensis*, *Androsace incana*, *Hedysarum setigerum*) высокогорные степи с участием *Kobresia filifolia*. *15*. Разнотравно-алтайскоовсецовые степи: *а*) разнотравно-осоково-злаково-овсецовые (*Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Helictotrichon schellianum*, *Carex pediformis*, *Campanula glomerata*, *Polygala hybrida*, *Schizonepeta multifida*); *б*) кустарниковые (*Spiraea media*, *Pentaphylloides fruticosa*) осоково-овсецовые (*Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Carex pediformis*, *C. obtusata*). *16*. Разнотравно-осоковые степи: *а*) разнотравно-злаково-осоковые (*Carex pediformis*, *C. amgunensis*, *Helictotrichon schellianum*, *Poa attenuata*, *Campanula glomerata*, *Peucedanum vaginatum*, *Galium verum*); *б*) кустарниковые (*Cotoneaster melanocarpa*) разнотравно-злаково-осоковые (*Carex pediformis*, *C. obtusata*, *Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Bupleurum multinerve*, *Allium lineare*). *17*. Разнотравно-ветреницево-костровые (*Bromus pumpellianus*, *Anemone sylvestris*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum*, *Artemisia commutata*, *Gentiana macrophylla*, *Galium boreale*). *18*. Стоповидно-осоковые степи: *а*) разнотравно-осоковые (*Carex pediformis*, *C. obtusata*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Potentilla sericea*, *P. gracillima*); *б*) петрофитные мелкозлаково-осоковые (*Carex pediformis*, *Festuca valesiaca*, *Poa attenuata*, *Pulsatilla turczaninovii*), *в*) кустарниковые (*Pentaphylloides fruticosa*, *Spiraea media*) полынно-злаково-осоковые (*Carex pediformis*, *C. korshinskyi*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, *Artemisia dolosa*).

*19*. Сочетания: осоково-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*) на микроповышениях и мятлико-овсецовые (*Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Coluria geoides*) степи по понижениям. *20*. Мелкозлаковые степи: *а*) разнотравно-мелкозлаковые (*Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, *Festuca valesiaca*, *Carex pediformis*, *Potentilla sericea*, *Aster alpinus*, *Iris humilis*); *б*) петрофитные осоково-мелкозлаковые (*Festuca valesiaca*, *Poa attenuata*, *Carex pediformis*, *C. korshinskyi*). *21*. Осоково-пырейные петрофитные степи: *а*) разнотравные мелкозлаково-пырейные (*Elytrigia gmelinii*, *Poa attenuata*, *Festuca lenensis*, *Carex pediformis*, *Hedysarum gmelinii*, *Artemisia depauperata*); *б*) кустарниковые (*Lonicera microphylla*, *Spiraea hypericifolia*) осоково-пырейные (*Elytrigia gmelinii*, *Poa attenuata*, *Carex pediformis*, *C. kirilowii*). *22*. Сочетания: петрофитные полынно-ковыльные (*Stipa capillata*, *Artemisia dolosa*, *Carex korshinskyi*) по склону (70 %) и кустарниковые (*Caragana bungei*, *Spiraea media*) осоково-мятликово-овсецовые (*Helictotrichon altaicum*, *Poa attenuata*, *Carex pediformis*) степи по ложбинам. *23*. Проломниково-хамеродосовые (*Chamaerhodos altaica*, *Androsace incana*, *Potentilla sericea*, *Festuca lenensis*) петрофитные степи. *24*. Кустарниковые (*Caragana splendens*, *Berberis sibirica*) разнотравно-плаунковые (*Selaginella sanguinolenta*, *Thalictrum foetidum*, *Veronica incana*, *Iris humilis*) петрофитные сообщества. *25*. Сочетания: злаково-плаунковые (*Selaginella sanguinolenta*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata*) сообщества по склонам северных экспозиций (30 %) и разреженные сообщества из петрофитов (*Orostachys spinosa*, *Allium stellerianum*) на иных экспозициях склонов.

*Б*. Степи настоящие дерновинно-злаковые (низкогорные и равнинные): *26*. Ковыльные: *а*) мелкозлаково-ковыльные (*Stipa krylovii*, *Poa botryoides*, *Festuca valesiaca*); *б*) карагановые (*Caragana bungei*, *C. pygmaea*) осоково-типчаково-ковыльные (*Stipa krylovii*, *Festuca valesiaca*, *C. duriuscula*); *в*) петрофитные кустарниковые (*Spiraea hypericifolia*, *Caragana bungei*) осоково-ковыльные (*Stipa krylovii*, *Carex duriuscula*, *C. pediformis*); *г*) щетинниковые (*Setaria viridis*) залежи на месте ковыльной степи. *27*. Типчаковые степи: *а*) тонконогово-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*); *б*) карагановые (*Caragana bungei*) ковыльно-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii*). *28*.Змеевковые степи: *а*) лапчатково-змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla acaulis*); *б*) карагановые осоково-змеевковые (*Cleistogenes squarrosa*, *Carex duriuscula*, *Chenopodium aristatum*, *Caragana bungei*) на сильно выпасаемых участках. *29*. Луковые степи: *а*) змеевково-луковые (*Allium anisopodium*, *A. odorum*, *Cleistogenes squarrosa*); *б*) петрофитные змееголовниково-луковые (*Allium anisopodium*, *A. senescens*, *Dracocephalum discolor*). *30*. Кустарниковые (*Berberis sibirica*, *Spiraea hypericifolia*) качимо-песчанковые (*Eremogone meyeri*, *Gypsophila patrinii*) петрофитные степи. *31*. Лапчатковые степи: *а*) змеевково-лапчатковые (*Potentilla acaulis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Carex supina*); *б*) карагановые змеевково-лапчатковые (*Potentilla acaulis*, *C. squarrosa*, *Caragana bungei*) на выпасаемых участках. *32*. Лапчатково-твердоватоосоковые (*Carex duriuscula*, *Potentilla acaulis*) сообщества на сильно выпасаемых участках. *33*. Тимьянниковые степи: *а*) житняково-тимьянниковые (*Thymus mongolicus*, *Agropyron michnoi*) псаммофитные; *б*) разнотравно-тимьянниковые (*Thymus mongolicus*, *Gypsophila patrinii*, *Potentilla sericea*) петрофитные степи с участием *Caragana splendens*.

*В*. Степи сухие дерновинно-злаковые с участием пустынно-степных видов. *34*. Ковыльковые степи: *а*) полынно-крыловоковыльно-ковыльковые (*Stipa orientalis*, *S. krylovii*, *Artemisia frigida*) петрофитные; *б*) кустарниковые (*Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia*) полынно-ковыльковые (*Stipa orientalis*, *S. glareosa*, *Artemisia santolinifolia*, *A. frigida*, *Kochia prostrata*) петрофитные опустыненные. *35*. Курчавковые (*Atraphaxis pungens*, *A. frutescens*) солянково-верблюдковые (*Agriophyllum squarrosum*, *Salsola collina*, *Agropyron michnoi*, *Hedysarum fruticosum*) псаммофитные степи. *36*. Карагановые (*Caragana bungei*) марево-бассиевые (*Bassia dasyphylla*, *Salsola collina*, *Chenopodium aristatum*) псаммофитные опустыненные степи.

*V*. Растительность пойм (луга, прирусловые ивняки, дэрисники). *37*. Злаково-разнотравные (*Sanguisorba officinalis*, *Geranium pratense*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, *Hordeum brevisubulatum*) луга. *38*. Разнотравно-мятликово-костровые (*Hordeum brevisubularum*, *Poa pratensis*, *Geranium pseudosibiricum*, *Valeriana officinalis*, *Hedysarum sangilense*, *Medicago falcata*) остепненные луга. *39*. Осоковые (*Carex enervis*, *Triglochin maritima*) солончаковатые луга в сочетании с дэрисниками (*Achnatherum splendens*). *40*. Дэрисники: *а*) дэрисники вострецовые (*Leymus paboanus*, *L. secalinus*, *Stipa capillata*); *б*) дэрисники в сочетании с зарослями *Caragana spinosa*. *41*. Ивняки (*Salix ledebouriana*, *S. microstachya*) с *Populus laurifolia*, *Betula microphylla* в прирусловой части. *42*. Сельскохозяйственные земли на месте мелкозлаковых и ковыльных степей.

## ЛИТЕРАТУРА

*Банникова И. А*. Растительный покров. — В кн.: Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983, с. 89—130. — *Карамышева З. В*. Карта растительности Монгольской Народной Республики. — В кн.: Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука, 1981, с. 3—21. — *Карамышева З. В*., *Банзрагч Д*. Растительность хр. Хан-Хухийн-Ула и южной части Убсунурской впадины. — В кн.: Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука, 1976, с. 99—124. — *Носин В. А*. Почвы Тувы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 342 с. — *Рещиков М. А*. Степи Западного Забайкалья. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 174 с. — *Соболевская К. А*. Растительность Тувы. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1950. 140 с.— *Черепанов С. К*. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юнатов А. А*. Основные черты растительного покрова МНР. — Тр. Монг. комиссии АН СССР, вып. 39. М.; Л: Изд-во АН СССР, 1950. 223 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 X 1983.

УДК 581.1 : 582.1 (477.5) 

В. Н. Голубев, Ю. С. Волокитин

# К АНТЭКОЛОГИИ АНЕМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ МОЖЖЕВЕЛОВО-ДУБОВЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

V. N. GOLUBEV, YU. S. VOLOKITIN. ON THE ANTHECOLOGY OF ANEMOPHILOUS PLANTS OF JUNIPER-OAK FORESTS IN THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA

Приводятся результаты исследований экологии опыления анемофильных компонентов можжевелово-дубовых лесов на всех уровнях репродуктивной макроструктуры. Показаны особенности моно-, амфи- и полифильных растений, дана их классификация по соотношению функционирования пыляще-воспринимающего комплекса, половой дифференциации популяций и характера репродуктивной стратегии.

Каждый вид обладает комплексом морфо-физиологических и экологических приспособлений, обусловливающим его успешное размножение. Прикрепленный образ жизни спорофитов цветковых растений сочетается с лабильностью гаметофитов (обычно мужских, т. е. пыльцевых зерен), последние выносятся в окружающее пространство и попадают под прямое воздействие факторов, оказывающих на них разнообразное влияние, в частности способствующих или препятствующих перемещению в пространстве. Отдельные факторы, принимающие непосредственное участие в переносе пыльцы, обычно рассматриваются в качестве агентов опыления, остальные же представляются неким фоном или условиями опыления. С этой точки зрения дифференциация видов по характеру опыления осуществляется в двух направлениях — во-первых, в использовании определенных агентов переноса пыльцы и, во-вторых, в выработке своеобразной пространственно-временно́й активизации пыляще-воспринимающего комплекса. Вопросы классификации растений по агентам переноса пыльцы освещены в известных работах Ч. Дарвина (1939), а в наши дни — в публикациях M. Proctor a. P. Yeo (1973), H. Kugler (1975), К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (1982), Р. Френкеля и Э. Галуна (1982). Однако сведение проблемы опыления к изучению морфологии цветка ограничивает реально существующие связи между цветком, цветением и опылением, с одной стороны, и экологическими условиями — с другой, на что обращали внимание P. Knuth a. E. Loew (1895—1905) и Н. В. Первухина (1970). Теоретическое обоснование этой точки зрения впервые дал А. Н. Пономарев (1954): «Необходимо всестороннее экологическое исследование цветения и опыления растений с возможно более точным учетом влияния различных экологических факторов не только непосредственно, но и косвенно действующих» (с. 706). В дальнейшем на многочисленном растительном материале в природе было показано, что каждый вид имеет своеобразный ритм суточного цветения, соответствующий конкретному агенту опыления (Пономарев, 1954, 1960, 1970; Пономарев, Русакова, 1968, и др.). Вместе с тем энтомофилия и анемофилия неразрывно связывались с перекрестным опылением и противопоставлялись самоопылению, а отсюда сохранилось деление растений на анемофилов, энтомофилов и самоопылителей. В качестве примера можно привести изучение опыления маревых, которые первоначально считали анемофильными, а в 1909 г. Knuth высказал мнение, что большинство маревых могут опыляться насекомыми или самоопыляться. А. Н. Пономарев и Е. И. Лыкова (1960) сообщили об установлении у маревых клейстогамии. В статьях В. А. Верещагиной (1966), Л. А. Антоновой (1976) и Е. И. Демьяновой (1970) уже намечается тенденция к изучению динамики способов опыления у растений в течение периода цветения. Это нашло отражение в представлениях о доминирующих и страхующих способах опыления и последовательной их смене. Но на основе анализа суточного цветения в качестве доминирующих, как правило, представлялись анемофилия и энтомофилия, а страхующие способы обычно связывались с самоопылением и рассматривались как исключение в случае неблагоприятных условий цветения или из-за несостоявшегося перекрестного опыления.

Как было показано ранее (Голубев, Волокитин, 1982, 1983а, б), для большинства растений можжевелово-дубового леса Южного берега Крыма отмечается несколько агентов опыления, действующих как параллельно, так и в определенном порядке, а чаще перенос пыльцы осуществляется комплексно. Более того, ветер и насекомые обычно переносят смесь разнородной пыльцы многих одновременно цветущих видов.

Не вызывает сомнения, что в природе существуют облигатные энтомофилы, т. е. растения, опыление которых целиком зависит от насекомых. Процесс опыления при этом осуществляется путем контакта пыльцевых зерен и насекомого, насекомого и рылец. Перелетая с цветка на цветок, насекомые обсыпаются автогенной, гейтоногенной и ксеногенной пыльцой. Таким образом, энтомофилия играет не дифференцирующую, а интегрирующую роль в опылении. Другое дело, когда имеется прямой контакт пыльников и рылец при клейстоантезисе (закрытое цветение, термин наш), приводящий к автогении. Однако при хазмоантезисе (открытом цветении) контактофилия (которая проявляется в ряде случаев) может обусловить попадание на рыльца смеси полигенной пыльцы, которая накапливается на пыльниках и других частях цветка при касании насекомых. Анемофилия же рассматривается нами в качестве комплекса, объединяющего два агента опыления: ветер, осуществляющий горизонтальный перенос, и гравитацию, способствующую нисходящим токам пыльцы. Процесс пыления при этом заключается в высыпании пыльцы в окружающее пространство, а опыление состоит в улавливании рыльцами парящих в воздухе пыльцевых зерен. В чистом виде барофилия (термин наш, обозначающий попадание пыльцы на рыльца под действием гравитационных сил) имеет место как при клейстоантезисе, когда пыльца, высыпаясь из пыльников, попадает на ниже расположенные рыльца, так и при хазмоантезисе, причем не только в пределах цветка, но и соцветия, цветоносного побега, особи, а при сближенном произрастании особей — на реципиентные органы других индивидов популяции. По аналогии с энтомофилией очевидно, что анемофилия и барофилия предполагают опыление смесью разнородной пыльцы.

Существующие способы опыления часто трудно поддаются разложению на составляющие компоненты, поэтому наряду с морфологическим анализом цветка и его элементов (Фегри, ван дер Пэйл, 1982), выявлением ритмов суточного цветения (Пономарев, 1970) важно установить динамику этих признаков в течение всего периода цветения как в отношении конкретного цветка, так и для популяции в целом. Со сменой агента переноса пыльцы меняется способ опыления, вместе с тем один агент переноса пыльцы может участвовать в различных способах опыления. Это обусловлено попаданием на рыльца разнородной пыльцы и определяется половой формой популяции. Поэтому способ опыления мы выделяем по двум признакам: с одной стороны, — по вектору опыления (агент переноса пыльцы в совокупности с морфологической специализацией цветков растения), с другой — по происхождению опыляющих пыльцевых зерен, например анемофильно-автогенный, энтомофильно-ксеногенный и т. д. Таким путем могут быть изучены все особенности механизма опыления конкретного вида в различных экологических условиях.

Каждый вид характеризуется своеобразным ритмом сезонного и суточного цветения. Традиционно за начало цветения принимается распускание венчика (околоцветника) цветка. На этой основе Пономарев (1960) разработал методику наблюдений суточного цветения, во многом удовлетворяющую требования антэкологического изучения злаков при хазмоантезисе. Однако перенос данного подхода на растения других семейств не всегда приемлем. Например, начало пыления у *Galanthus plicatus* наблюдается в стадии плотного бутона, т. е. за 2—3 дня до раскрывания околоцветника, то же отмечено для *Cardamine hirsuta*, *Rhus coriaria* и др. *Hesperis steveniana* и *Primula vulgaris* начинают пылить и воспринимать пыльцу через 1—2 ч после распускания цветков, а в холодное время суток в открытых цветках пыляще-воспринимающий комплекс не функционирует. Для *Alyssum calycorarpum* и *Cornus mas* в зависимости от хода суточных температур и относительной влажности воздуха отмечается возможность восприятия пыльцы на стадии рыхлых бутонов. При раскрытом околоцветнике наблюдается синхронное функционирование пыляще-воспринимающего комп-

лекса, но при неблагоприятных условиях его активность в открытом цветке затухает.

Не вызывает сомнения, что фаза цветения включает процессы пыления, переноса пыльцы (при клейстоантезисе эти процессы могут выпадать, но тогда взаимодействуют пыльцевые трубки и рыльца) и опыления, поэтому начало периода цветения необходимо диагностировать по вступлению в функциональное состояние пыльников и (или) рылец пестиков, а для визуальных наблюдений могут быть использованы косвенные признаки, соответствующие прямым. Очевидно, данные признаки различны даже в пределах семейства, а иногда и вида, произрастающего в разных экологических условиях. Отсюда понятно, насколько ограничена возможность применения признака распускания цветков для изучения суточного цветения растений. Принимая во внимание активность мужской и женской сфер, при изучении цветения можно проследить взаимосвязь и порядок доминирования агентов опыления. Возвращаясь к маревым, отметим, что в начале цветения пыльца у них липкая из-за клейких веществ на пыльцевых зернах, т. е. в это время доминирует энтомофилия. Затем, по мере высыхания клея, доминирующими постепенно становятся анемофилия и барофилия, причем их соотношение регулируется силой ветра. На любой стадии цветения возможна контактофилия. Приведенная схема весьма условна, так как в природе выделенные этапы перекрываются и взаимно переходят друг в друга. Вполне вероятен перенос пыльцы на околоцветник или иные части цветка и другие органы растения одним агентом опыления, а оттуда непосредственно на рыльца — другим. Анализ цветения соцветия, цветоносного побега, особи, популяции показывает, что за счет асинхронного зацветания цветков способы опыления представляют собой сложный комплекс, направленный на реализацию потенций вида в сфере опыления.

В табл. 1 приводятся основные антэкологические признаки анемофильных видов можжевелово-дубовых лесов Южного берега Крыма. Каждый признак выделен на основе стационарных наблюдений на горе Аюдаг за период с 1979 по 1982 г. в двух ассоциациях: Juniperus excelsa+Quercus pubescens — Carpinus orientalis — Juniperus oxycedrus — Ruscus ponticus+Achnatherum bromoides; Juniperus excelsa+Arbutus andrachne+Quercus pubescens — Juniperus oxycedrus — Ruscus ponticus+Poa bulbosa. Все признаки соотнесены с конкретными уровнями репродуктивной сферы. Латинские названия даны по С. К. Черепанову (1981).

В составе можжевелово-дубовых лесов горы Аюдаг зарегистрированы 38[1] анемофильных видов. Как видно из табл. 2, большинство из них полифильны (76.4 %), некоторые амфифильны, а монофильные виды отсутствуют. Амфифилия связана, как правило, с моно- и диэцичностью, которые исключают возможность контактофилии. Популяции представлены в основном гермафродитными половыми формами (68.4 %). В функционировании пыляще-воспринимающего комплекса преобладает гомоантезис (68.4 %). Отметим, что для большинства популяций (63.9 %) зарегистрирована возможность оплодотворения — с равным эффектом — автогенной, гейтоногенной и ксеногенной пыльцой. По продолжительности цветения популяций чаще других встречаются коротко-цветущие (65.7 %), с однодневным функционированием цветков (63.1 %) и односемязачатковыми завязями (79 %). Суточное цветение в большинстве случаев — утренне-дневное (39.4 %), а сезонное — поздневесенне-раннелетнее (60. 5 %). Цветение моноэцичных растений выделяется стабильностью сезонных ритмов, а диэцичные наряду со стабильностью обладают высокой плотностью распределения особей по площади.

Таким образом, выделенные особенности сформировались на фоне определенных экологических условий, где лимитирующими факторами выступают в зимнее время — дефицит тепла, в летнее — влаги. Фаза массового цветения

---

[1] Имеются в виду растения с хорошо выраженным синдромом анемофильности (Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Всего в двух указанных ассоциациях изучено 240 видов, т. е. весь основной видовой состав можжевелово-дубовых лесов на Аюдаге. Экология опыления энтомофильных компонентов достаточно подробно изложена в другой нашей работе (Голубев, Волокитин, 1983б).

## ТАБЛИЦА 1

Основные признаки экологии опыления некоторых растений можжевелово-дубовых лесов Южного берега Крыма

| Вид | Цветок | | Средняя продолжительность цветения, дни | | | | | Популяция | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | пространственно-временная половая форма | средняя семинификация, % | цветок | соцветие | побег | особь | популяция | половая форма | начало цветения, число и месяц | конец цветения, число и месяц | гидротермальный оптимум | ритм суточного цветения | ритм сезонного цветения | формула механизма опыления | репродуктивная стратегия |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| *Theligonum cynocrambe* | га | 74 | 2 | 24 | 24 | 28 | 62 | агм | 5 III | 6 V | 14/53 | 2 | 3—5 | $(а+б)^{2-5}$ | 1 |
| *Luzula forsteri* | пр | 64 | 2 | 10 | 10 | 13 | 58 | г | 10 III | 7 V | 13/70 | 2 | 3—5 | $б^{1-4}+а^{1-5}+к^{1}$ | 1 |
| *Juniperus excelsa* | га | 9 | 5 | 7 | 28 | 20 | 27 | агм | 23 III | 19 IV | 14/73 | 2 | 3—4 | $(б+а)^{2-5}$ | + |
| *Mercurialis perennis* | пр | 79 | 3 | 4 | 11 | 18 | 30 | агд | 10 IV | 10 V | 12/64 | 2 | 4—5 | $(а+б)^{5}$ | 0 |
| *Cerastium tauricum* | гм | 56 | 5 | 13 | 26 | 26 | 40 | г | 22 IV | 1 VI | 13/68 | 2 | 4—6 | $к^{1}+б^{1-5}+(а+э)^{1-5}$ | 1 |
| *Carex cuspidata* | пг | 24 | 2 | 6 | 6 | 10 | 18 | агм | 24 IV | 12 V | 15/59 | 5 | 4—5 | $(б+а)^{3-5}$ | + |
| *Poa bulbosa* | гм | 38 | 1 | 6 | 6 | 8 | 13 | г | 27 IV | 10 V | 15/56 | 1 | 4—5 | $(э+а+б)^{1-5}+к^{1}$ | + |
| *Vulpia ciliata* | гм | 42 | 1 | 7 | 7 | 9 | 14 | г | 28 IV | 12 V | 15/60 | 1 | 4—5 | $(а+б)^{1-5}+к^{1}$ | 1 |
| *Bromopsis riparia* * | гм | 32 | 1 | 5 | 5 | 7 | 15 | г | 30 IV | 15 V | 17/54 | 6 | 4—5 | $к^{1}+(б+а)^{1-5}$ | 1 |
| *Carpinus orientalis* | га | 30 | 2 | 4 | 8 | 11 | 14 | агм | 30 IV | 14 V | 18/54 | 7 | 4—5 | $(б+а)^{2-5}$ | 1 |
| *Quercus petraea* | гм | 36 | 2 | 3 | 3 | 5 | 7 | агм | 30 IV | 7 V | 16/53 | 7 | 4—5 | $(э+б+а)^{2-5}$ | 1 |
| *Q. pubescens* | гм | 34 | 3 | 5 | 6 | 10 | 19 | агм | 4 V | 24 V | 17/50 | 7 | 4—5 | $(э+б+а)^{2-5}$ | 1 |
| *Pistacia mutica* | пр | 16 | 2 | 4 | 5 | 7 | 12 | агт | 4 V | 16 V | 16/53 | 7 | 4—5 | $(э+б+а)^{1-5}+к^{1}$ | — |
| *Poterium polygamum* | пр | 41 | 3 | 5 | 14 | 30 | 49 | ггм | 10 V | 28 VI | 14/60 | 10 | 5—6 | $(б+а)^{1-5}$ | 1 |
| *Milium vernale* | гм | 31 | 1 | 3 | 3 | 5 | 10 | г | 11 V | 21 V | 17/52 | 5 | 5 | $(б+а)^{1-5}+к^{1}$ | 1 |
| *Plantago lanceolata* | пг | 67 | 2 | 5 | 5 | 28 | 43 | г | 13 V | 25 VI | 18/48 | 5 | 5—6 | $(э+а)^{1-5}+к^{1}$ | 1 |
| *Hordeum bulbosum* | гм | 34 | 1 | 6 | 6 | 16 | 33 | г | 14 V | 16 VI | 18/49 | 5 | 5—6 | $(э+б+а)^{1-5}+к^{1}$ | + |
| *Piptatherum holciforme* | гм | 28 | 1 | 7 | 7 | 15 | 21 | г | 16 V | 6 VI | 17/50 | 5 | 5—6 | $(э+б+а)^{1-5}+к^{1}$ | 1 |
| *Avena barbata* | гм | 67 | 1 | 5 | 5 | 6 | 7 | г | 19 V | 26 V | 19/48 | 5 | 5 | $(б+а)^{1-5}+к^{1}$ | — |

| Вид | Цветок: пространственно-временная половая форма | Цветок: средняя семинификация, % | Средняя продолжительность цветения, дни: цветок | соцветие | побег | особь | популяция | Популяция: половая форма | начало цветения, число и месяц | конец цветения, число и месяц | гидротермальный оптимум | ритм суточного цветения | ритм сезонного цветения | формула механизма опыления | репродуктивная стратегия |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| *Rumex euxinus* | пр | 46 | 2 | 3 | 3 | 11 | 17 | агд | 20 V | 12 VI | 20/47 | 5 | 5—6 | (а+б)$^{5}$ | 0 |
| *Dasypyrum villosum* | гм | 28 | 1 | 3 | 3 | 6 | 10 | г | 20 V | 30 V | 18/55 | 5 | 5 | (а+б)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Cynosurus echinatus* | пр | 34 | 1 | 6 | 6 | 18 | 21 | г | 26 V | 16 VI | 19/48 | 5 | 5—6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Lolium loliaceum* | гм | 48 | 1 | 7 | 7 | 16 | 22 | г | 26 V | 17 VI | 21/46 | 1 | 5—6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Dactylis glomerata* | гм | 34 | 1 | 5 | 5 | 6 | 8 | г | 2 VI | 10 VI | 22/60 | 5 | 6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | + |
| *Brachypodium rupestre* | гм | 27 | 1 | 5 | 5 | 7 | 10 | г | 2 VI | 12 VI | 16/60 | 5 | 6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Hordeum leporinum* | гм | 23 | 1 | 8 | 8 | 10 | 12 | г | 3 VI | 15 VI | 19/57 | 1 | 6 | (э+б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Bromus mollis* | гм | 31 | 1 | 6 | 6 | 9 | 20 | г | 3 VI | 23 VI | 17/64 | 1 | 6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Melica taurica* | гм | 21 | 1 | 6 | 6 | 12 | 14 | г | 8 VI | 22 VI | 23/60 | 5 | 6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 0 |
| *Achnatherum bromoides* | гм | 26 | 1 | 12 | 12 | 17 | 24 | г | 8 VI | 2 VII | 17/71 | 1 | 6—7 | (б+а+э)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Aegilops biuncialis* | гм | 73 | 1 | 12 | 12 | 17 | 32 | г | 9 VI | 11 VII | 21/55 | 5 | 6—7 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Plantago major* | пг | 56 | 2 | 15 | 15 | 20 | 30 | г | 10 VI | 10 VII | 22/50 | 5 | 6—7 | (э+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Bromus squarrosus* | гм | 30 | 1 | 6 | 6 | 8 | 14 | г | 16 VI | 30 VI | 20/67 | 3 | 6 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | + |
| *Cyperus longus* | гм | 50 | 2 | 6 | 6 | 9 | 11 | агм | 3 VIII | 14 VIII | 25/45 | 1 | 8 | (б+а)$^{2-5}$+к$^{2}$ | 1 |
| *Bothriochloa ischaemum* * | гм | 62 | 1 | 16 | 16 | 26 | 28 | г | 13 VIII | 10 IX | 19/55 | 1 | 8—9 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | — |
| *Cleistogenes serotina* * | гм | 54 | 1 | 14 | 28 | 30 | 32 | г | 14 VIII | 15 IX | 19/55 | 1 | 8—9 | (б+а)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Cynodon dactylon* | гм | 56 | 1 | 9 | 9 | 24 | 42 | г | 16 VIII | 27 IX | 26/38 | 6 | 8—9 | (б+а+э)$^{1-5}$+к$^{1}$ | 1 |
| *Ruscus ponticus* | гм | 0.5 | 5 | 86 | 180 | 210 | 243 | агд | 16 IX | 17 V | 14/80 | 11 | 9—5 | (г+а)$^{5}$ | 0 |
| *R. hypoglossum* | гм | 0.4 | 5 | 63 | 96 | 120 | 169 | агд | 6 X | 18 III | 11/90 | 11 | 10—4 | (г+а)$^{5}$ | 0 |

Примечание. В столбце 1 звездочка около названия вида означает способность к клейстоантезису (закрытому цветению); в столбце 2 (пространственно-временная половая форма цветка): пр — протогиния, гм — гомоантезис, га — гетероантезис; в столбце 9 (половая форма популяции): г — гермафродитная, агм — андрогинная моноэцичная, агд — андрогинная диэцичная, агт — андрогинная гермафродитная триэцичная, ггм — гиногермафродитная моноэцичная; в столбце 12 (гидротермальный оптимум цветения популяции) — в числителе температура воздуха, С°; в знаменателе относительная влажность воздуха, %; в столбце 13 (ритм суточного цветения): 1 — утренний, с 3 ч. 31 м. до 9 ч. 30 м.; 2 — дневной, с 9 ч. 31 м. до 15 ч. 30 м.; 3 — вечерний, с 15 ч. 31 м. до 21 ч. 30 м.; 4 — ночной, с 21 ч. 31 м. до 3 ч. 30 м.; 5 — утренне-дневной; 6 — вечерне-дневной; 7 — утренне-дневно-вечерний; 10 — утренне-вечерне-ночной; 11 — круглосуточный; в столбце 14 (ритм сезонного цветения популяции): 3—4 — ранне-средневесенний, 3—5 — ранне-поздневесенний, 4—5 — средне-поздневесенний, 4—6 — средневесенне-раннелетний, 5—6 — поздневесенне-раннелетний, 5 — поздневесенний, 6 — раннелетний, 6—7 — ранне-среднелетний, 8 — позднелетний, 8—9 — позднелетне-раннеосенний, 9—5 — раннеосенне-зимне-поздневесенний, 10—4 — среднеосенне-зимне-средневесенний (по: Голубев, 1981); в столбце 15 (формула механизма опыления): б — барофилия, к — контактофилия, э — энтомофилия, а — анемофилия, г — гидрофилия; цифрами показаны уровни происхождения опыляющих зерен: 1 — цветок, 2 — соцветие, 3 — цветоносный побег, 4 — особь, 5 — популяция, знак «+» обозначает одновременное действие двух и более способов опыления, минус — последовательность данных событий, в скобки заключаются агенты опыления, переносящие пыльцу в пределах одинаковых уровней; в столбце 16 (репродуктивная стратегия): 1 — равный эффект выхода семян при перекрестном и самооплодотворении, знак «+» — доминирование оплодотворения чужеродными пыльцевыми зернами, 0 — более 90 % особей в популяции самонесовместимы, знак «—» — преобладание оплодотворения идиогенными пыльцевыми зернами.

ТАБЛИЦА 2

Количественный состав анемофильных растений можжевелово-дубовых лесов Южного берега Крыма по основным антэкологическим признакам

| Уровень репродуктивной макроструктуры | Основные антэкологические признаки видов | | Число видов | |
|---|---|---|---|---|
| | родовые | элементарные | абсолютное | % |
| Популяция | Соотношение агентов опыления | Полифильные | 29 | 76.4 |
| | | Амфифильные | 9 | 23.6 |
| | | Монофильные | — | — |
| | Половой тип | Гермафродитные | 26 | 68.4 |
| | | Моноэцичные | 7 | 18.6 |
| | | Диэцичные | 4 | 10.5 |
| | | Триэцичные | 1 | 2.5 |
| | Степень синхронности функционирования мужских и женских органов | Гомоантезис | 26 | 68.4 |
| | | Дихоантезис | 9 | 23.6 |
| | | Гетероантезис | 3 | 8 |
| | Репродуктивная стратегия | Безразличные | 24 | 63.9 |
| | | Идиогамно-предпочтительные | 6 | 15.3 |
| | | Ксеногамно-предпочтительные | 5 | 13.1 |
| | | Самостерильные | 3 | 7.7 |
| | Продолжительность цветения | Короткоцветущие | 25 | 65.7 |
| | | Среднецветущие | 10 | 26.3 |
| | | Длительноцветущие | 3 | 8 |
| Цветок | Число семязачатков в завязи | Односемязачатковые | 30 | 79 |
| | | Малосемязачатковые | 7 | 18.4 |
| | | Многосемязачатковые | 1 | 2.6 |
| | Продолжительность цветения | Однодневные | 24 | 63.1 |
| | | Двудневные | 9 | 23.9 |
| | | Многодневные | 5 | 13 |

каждого вида приходится на соответствующий гидротермический оптимум. В популяциях с ранневесенним ритмом цветения раньше зацветают особи на освещенных крутых местах высотой от 80 до 200 м над ур. м., что связано с температурной инверсией в прибрежной зоне и увеличением угла падения солнечных лучей. Общий дефицит тепла в весеннее время оказывает существенное влияние на процессы цветения и опыления растений, у которых выработался целый ряд сходных адаптаций. Прежде всего это эпизодическое функционирование пыляще-воспринимающего комплекса в дневное время. Особи короткоцветущих популяций зацветают синхронно в солнечные дни, причем одновременно активизируется значительное количество цветков; у средне- и длительноцветущих популяций наблюдается различная по степени асинхронность функционирования отдельных особей, на которых в активном состоянии находится несколько цветков. Обращает на себя внимание различие сроков цветения мужских (как правило, однодневных) и женских (двудневных или малодневных) цветков. Многодневноцветущие цветки чаще встречаются у видов энтомофильного облика, но опыляющихся, как правило, анемофильно. Для двудомных видов зарегистрировано перекрывание длительностью пыления длительности рецепции.

Нарастание суточных температур в поздневесенне-раннелетнее время наряду с достаточным количеством влаги обусловливает сезонный максимум цветения анемофилов. Устойчивая погода, и в частности стабильный ход изменения температур и относительной влажности воздуха в течение суток, способствует индукции определенных суточных ритмов цветения ветроопыляемых растений. В условиях сложного рельефа суточные ритмы цветения отдельных особей, а иногда и локальных популяций несколько различаются. Так, юго-западный склон горы Аюдаг до 10 ч находится в тени, а восточный освещен с 6 ч. Это в большой мере влияет на сроки зацветания особей тех или иных видов, произрастающих на этих склонах. Однако подобная антэкологическая изоляция не может считаться абсолютной ввиду возможного обмена генетической информацией через промежуточно цветущие особи. Среднелетне-раннеосенние ритмы цветения характерны для ксерофитных растений, зацветающих

обычно после дождей, что связано с резкими изменениями относительной влажности воздуха. В засушливых условиях у ксерофитов наблюдается закрытое цветение. Последующие снижение температуры и увеличение относительной влажности воздуха ведут к возрастанию дефицита тепла и соответственно определяют возможность цветения только в дневное время. Подобная сезонная закономерность выделена нами и для энтомофильных видов.

Таким образом, в можжевелово-дубовых лесах Южного берега Крыма преобладают полифильные виды с идиогамно-ксеногамной репродуктивной стратегией, утренне-дневным ритмом суточного и поздневесенне-раннелетним ритмом сезонного цветения. Провести резкую границу между анемофильными и энтомофильными растениями можно только для монофильных видов. При амфифилии и полифилии доминирование одного из агентов опыления обусловлено конкретной экологической обстановкой, но в любом случае при открытом цветении каждый агент опыления переносит смесь разнородной пыльцы, обеспечивающую панмиксию.

## ЛИТЕРАТУРА

*Антонова Л. А.* Антэкология широколиственного леса. — В кн.: Экология опыления растений. Вып. 2. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1976, с. 30—63. — *Верещагина В. А.* Антэкология растений темнохвойной тайги: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Пермь, 1966. 16 с. — *Голубев В. Н.* К составлению региональных биологических флор: Методические рекомендации. Ялта: ГНБС, 1981. 28 с. — *Голубев В. Н., Волокитин Ю. С.* Антэкологические особенности *Ruscus ponticus* (*Asparagaceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1121—1125. — *Голубев В. Н., Волокитин Ю. С.* Способы опыления аронника удлиненного (*Arum elongatum* Stev.) в условиях Южного берега Крыма. — Науч. докл. высш. шк., Биол. науки, 1983а, № 3, с. 66—70. — *Голубев В. Н., Волокитин Ю. С.* Антэкологические особенности энтомофильных растений можжевелово-дубовых лесов Южного берега Крыма. М., 1983б, 27 с., № 3359-83 Деп. — *Голубев В. Н., Волокитин Ю. С.* Актуальные проблемы экологии опыления антофитов. — Усп. соврем. биол., 1985, т. 99, вып. 2, с. 292—302. — *Дарвин Ч.* Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.; Л.: Огиз—Сельхозгиз, 1939. 339 с. — *Демьянова Е. И.* Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустынь Юго-Восточного Казахстана: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Пермь, 1970. 15 с. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 167 с. — *Пономарев А. Н.* Экология цветения и опыления злаков и люцерны. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 5, с. 706—720. — *Пономарев А. Н.* Изучение цветения и опыления растений. —В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 9—19. — *Пономарев А. Н.* О постановке и направлениях антэкологических исследований. — Учен. зап. Перм. гос. ун-та, 1970, № 206, с. 3—10. — *Пономарев А. Н., Лыкова Е. И.* Клейстогамия у маревых. — ДАН СССР, сер. биол., 1960, т. 135, № 3, с. 1262—1265. — *Пономарев А. Н., Русакова М. Б.* Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 10, с. 1371—1383. — *Фегри К., ван дер Пэйл Л.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 337 с. — *Френкель Р., Галун Э.* Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М.: Колос, 1982. 383 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Knuth P.* (und *Loew E.*). Handbuch der Blütenbiologie. I—III. Leipzig: Engelman, 1895—1905. 2973 S. — *Kugler H.* Die Verbreitung anemogamer Arten in Europa. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1975, Bd 88, S. 441—450. — *Proctor M., Yeo P.* The pollination of flowers. London: Collins, 1973. 418 p.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 14 IX 1983.

# НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.936

В. В. Зуев

## НОВЫЙ ВИД РОДА *GENTIANELLA* (*GENTIANACEAE*) ИЗ СИБИРИ

V. V. ZUYEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *GENTIANELLA* (*GENTIANACEAE*) FROM THE SIBERIA

Описывается новый вид рода *Gentianella*, ранее относившийся систематиками в качестве разновидности к *Gentiana tenella*. Указывается правильное родство.

При критическом пересмотре гербарного материала по *Gentiana tenella* Rottb. в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE), Московского государственного университета (MW), Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS) мы обнаружили, что растения, определенные многими авторами как *G. tenella* f. *pentamera* Turcz., относятся к самостоятельному виду, родственному *G. falcata* Turcz., а не к *G. tenella*. К этому же виду относятся образцы, названные Н. С. Турчаниновым (Turczaninow, 1838) *G. tristriata*, но не описанного им. Сюда же, по-видимому, нужно отнести растение, изображенное И. Г. Гмелиным (Gmelin, 1769) во «Flora rossica» (t. 4: 106, tab. 51, fig. B). Однако Гмелин не привел на рисунке главных отличительных деталей цветка и не дал бинарного названия. П. С. Паллас (Pallas, 1788) при описании *G. dichotoma* Pall. ссылается на рисунок Гмелина, но изучение протолога показало, что под этим названием он привел два вида. Бо́льшая часть признаков в первоописании относится к ранее установленному виду *G. tenella*. Судя по протологу и учитывая, что образцы, по которым описан *G. dichotoma*, не сохранились, это название является сомнительным (nomen dubium) и удовлетворительная типификация невозможна.

А. А. Гроссгейм (1952) в обработке рода *Gentiana* L. во «Флоре СССР» принял палласовский вид, но понимал его неправильно. Большинство гербарных образцов, хранящихся в Гербарии БИНа и определенных Гроссгеймом как *G. dichotoma* (сборы Ю. Д. Цинзерлинга, М. И. Назарова, Ю. И. Штубендорфа, В. Л. Комарова), представляют *G. tenella*. Материал, который Гроссгейм считал типовым, состоящий из четырех гербарных образцов, включает два вида. Два образца из гербария Ф. Х. Стефана, собранные И. Сиверсом и Залесовым, представляют *G. azurea* Bunge (у основания лопастей венчика отсутствуют бахромчатые чешуи, чашечка со слабо выраженными мешковидными выростами, венчик в почкосложении типичный для *G. azurea*). Два других образца (с неясными этикетками) являются *G. tenella*. Описание *G. dichotoma*, данное Гроссгеймом во «Флоре СССР», относится к *G. tenella*.

Таким образом, растения, отнесенные вышеуказанными авторами к *G. tenella* f. *pentamera* и *G. tristriata*, я описываю как новый вид.

Согласно современным представлениям, я отношу новый вид, названный *Gentianella malyschevii*, а также *G. tenella* и *G. falcata* к роду *Gentianella* Moench. На рис. 1 изображено внутреннее строение венчиков этих трех видов. Ниже приведены признаки, характеризующие сходство *Gentianella malyschevii* и *G. falcata* и их отличие от *G. tenella*:

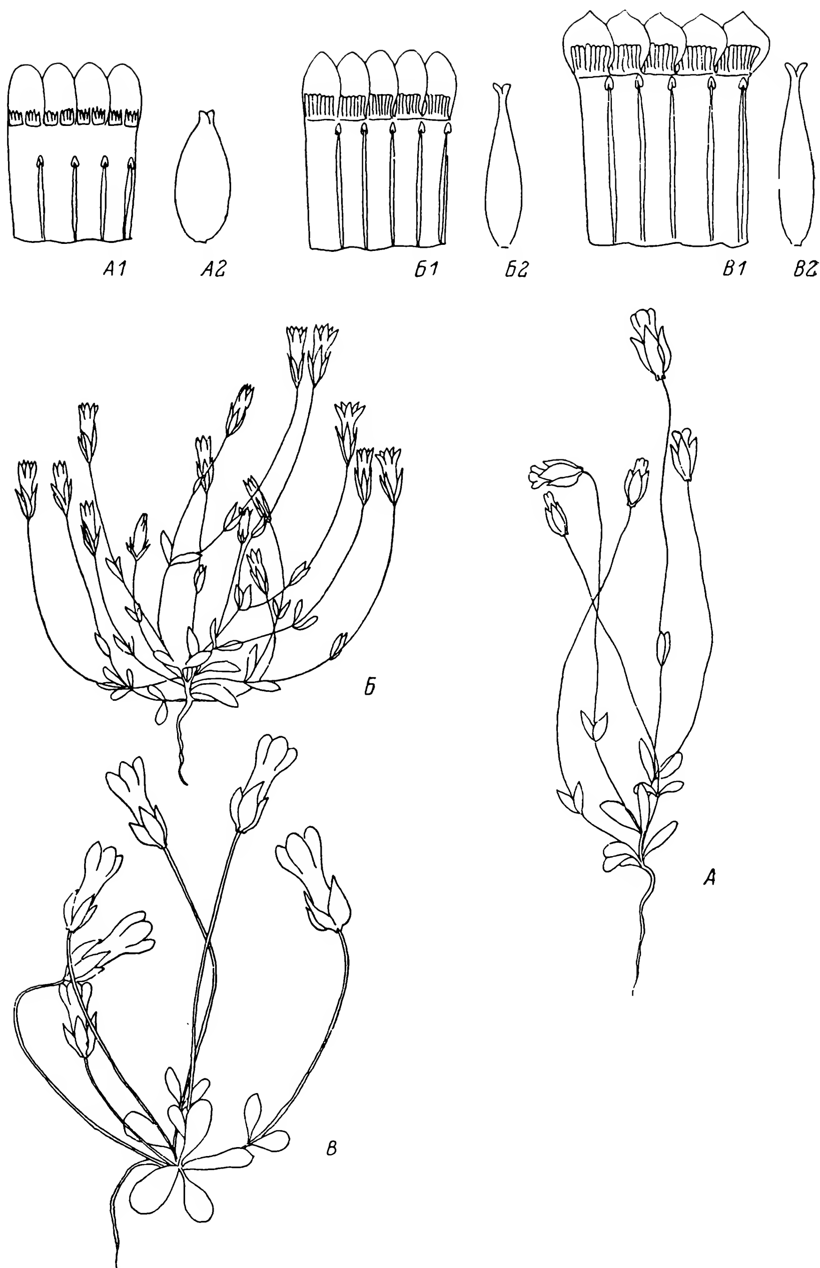



Рис. 1. Общий вид *Gentianella tenella* (*A*), *G. malyschevii* (*Б*) и *G. falcata* (*В*).
*A1*, *Б1*, *В1* — строение венчика; *A2*, *Б2*, *В2*—завязь.

| | *G. malyschevii*, *G. falcata* | *G. tenella* |
|---|---|---|
| Завязь | Удлиненно-овальная | широкоовальная |
| Бахромчатые чешуи | одна крупная | две маленьких |
| Венчик | 5-мерный | 4-мерный (редко 5-мерный) |
| Тычинки | равны по длине трубке венчика | на $^1/_3$ короче трубки венчика |

**Gentianella malyschevii V. Zuev sp. nov.** — *Gentiana dichotoma* Pall. 1788, Fl. Ross. 2, 2 : 221, p. p., nom. dub. — *G. tristriata* Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 11, 1 : 84—107, nom. nud. — *G. tenella* Rottb. f. *pentamera* Turcz. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 252. — *G. tenella* var. *pentamera* Turcz.: Малышев. 1965, Высокогорн. фл. Вост. Саяна : 202.

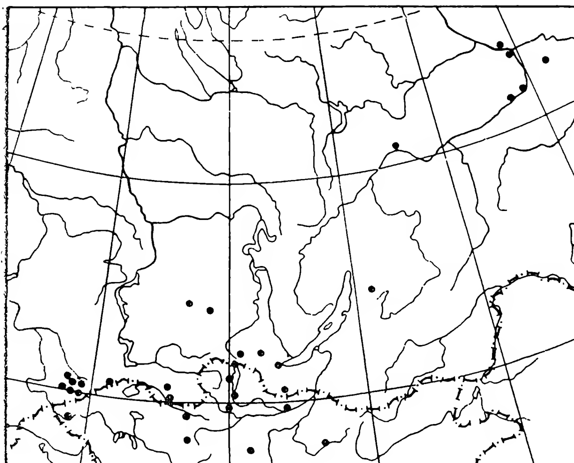


Рис. 2. Распространение *Gentianella malyschevii* в Сибири и Монголии.

Planta annua. Caules rigiduli, inferne scabri, dichotome ramosi; ramuli multi, rubelli, arcuati. Foliola ovales, acuta. Flores quinquemeri, ad apices ramorum et in axillis foliolorum supremorum dispositi; pedicelli longi. Calyx fere usque ad basin choriphyllus; sepala lanceolata vel ovali-lanceolata, acuta. Corolla caerulea in parte inferiore foveolis nectariferis; lobi eius tubo paulum breviores, ovales, acuti, 3-nervis, nervis obscuris, basi squamulis longifimbriatis praediti. Stamina tubo corollae aequalia. Ovarium sessile, ovali-lanceolatum.

Typus: Montes Sajanenses Orientales, jugum Udinskij, locus Pedole, in declivi sicco schistoso arduo, in calcareis, 30 VIII 1961, n° 1065, L. Malyschev (LE, isotypus NS).

Affinitas. A *G. falcata* (Turcz.) H. Smith floribus minutis, lobis corollae ovalibus acutiusculis, sepalis angustioribus, caulibus valde ramosis et ramulis arcuatis differt.

Однолетнее растение. Стебли жестковатые, в нижней части шероховатые, вильчато-ветвистые; веточки многочисленные, красноватые, дуговидные. Листочки овальные, острые. Цветки 5-мерные, расположенные на верхушках ветвей и в пазухах верхних листочков; цветоножки длинные. Чашечка раздельнолистная почти до основания; чашелистики ланцетные или овально-ланцетные, острые. Венчик голубой, в нижней части с нектарными ямками; лопасти его немного короче трубки, овальные, острые, с тремя темными жилками, у основания с длиннобахромчатыми чешуйками. Тычинки равны трубке венчика. Завязь сидячая, овально-ланцетная.

Тип: Восточный Саян, хребет Удинский, урочище Педоле, на сухом щебнистом крутом склоне, на известняках, 30 VIII 1961, № 1065, Л. Малышев (LE, изотип NS).

Паратипы: Восточный Саян, хр. Удинский, с. Алыгджер, в лесном поясе на лугу, 6 VIII 1961, № 1057, Л. Малышев; Восточный Саян, хр. Удинский, р. Уда близ устья р. Кара-Бурень, в лесном поясе на песке, на опушке травяного прибрежного лиственничника, 12 VIII 1961, № 1067, Л. Малышев; Восточный Саян, хр. Тункинский, близ с. Монды, в лесном поясе на степном склоне, 16 VIII 1958, № 714, Л. Малышев; юго-восточный Алтай, Чуйская степь, в 25 км на северо-восток от Кош-Агача, урочище Кара-Тюргунь, луг, 23 VII 1938, М. Альбицкая и др.; Якутия, Орджоникидзевский р-н, колхоз им. Коминтерна, заливной луг на острове среди р. Лены, 16 VIII 1950, В. Шелудякова; Якутия, Намский р-н, пойменная терраса р. Лены, 4 км на север от оз. Балыйа, грива с пологими склонами, разнотравно-ячменный луг, 21 VIII 1962, Т. Галактионова.

Родство. От *G. falcata* (Turcz.) H. Smith отличается мелкими цветками, овальными островатыми лопастями венчика, более узкими чашелистиками, сильно ветвистыми стеблями и дуговидными веточками.

Распространение. Монголия, горы Южной Сибири, по реке Лене заходит в центральную часть Якутии (рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

*Гроссгейм А. А.* Род Горечавка — *Gentiana* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 538—620. — *Gmelin J. G.* Flora sibirica sive historia plantarum Sibiriae. T. 4. Petropoli, 1769. 214 p. — *Pallas P. S.* Flora rossica, vol. 2. Petropoli. 1788. 221 p. —

*Turczaninow N. S.* Catalogus plantarum in regionibus Baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1838, t. II, N 1, p. 84—107. — *Turczaninow N. S.* Flora baicalensi-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis- et transbaicalensibus atque in Dahuria sponte nascientum, vol. 2, fasc. 2. M., 1856. 374 p.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 29 VI 1984.

---

УДК 005 : 576.16 : 582.26

Бот. журн., т. 70, № 10

**В. И. Михайлов**

## НОВЫЙ И РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*) В УСТЬЕ РЕКИ ЯМЫ (МАГАДАНСКАЯ ОБЛ.)

V. I. MIKHAILOV. NEW AND RARE SPECIES OF THE GENUS *NITZSCHIA* HASS. (*BACILLARIOPHYTA*)

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа проведено изучение диатомовых водорослей, относящихся к роду *Nitzschia*. Описаны новый для науки вид *N. carinaacuta*, новые для флоры СССР *N. valdestriata* и *N. pusilla*. Вид *N. inconspicua* альгологи отмечают редко ввиду отсутствия описания этого вида в отечественных определителях. Приводятся расширенные диагнозы этих видов, включающие сведения об их экологии. Указывается на важную роль экологических факторов в распространении представителей рода.

Несмотря на то что альгологическим исследованиям водоемов Крайнего Севера посвящено немало работ, обширный участок побережья Охотского моря, находящийся в пределах Магаданской обл., в данном отношении не изучен, поэтому в летний период 1980 г. мы провели сборы гидробиологических проб в устьевой части Ямы — одной из крупнейших рек Охотоморья. Первое же знакомство с материалом показало, что виды рода *Nitzschia* являются обычными представителями биотопов бентоса и обрастаний на различных субстратах, причем в изученных нами водоемах по предварительным данным насчитывается более 30 видов и разновидностей *Nitzschia*.

В результате исследования этих водорослей, проведенного с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ), сделан ряд интересных находок. Были описаны новый для науки вид — *N. carinaacuta*, новые для флоры СССР *N. valdestriata* и *N. pusilla*, а также *N. inconspicua*, который альгологи отмечают редко ввиду отсутствия описаний этого вида в отечественных определителях.

Были дополнены диагнозы этих видов, проиллюстрирована тонкая структура их створок. Морфологические термины в описаниях даны в соответствии с современной номенклатурой («Предложения. . .», 1977). В примечаниях к таблице иллюстраций мы приводим только увеличение ТЭМ, при котором осуществлялась микрофотосъемка диатомей, а последующее увеличение линейных размеров объекта в процессе фотопечати не учитываем, так как оно не дает дополнительной проработки структуры створок.

***Nitzschia carinaacuta*** **Mich. sp. nov.** — Valvae late lanceolatae, finibus cuneatis, 6—10 μm longae, 1.8—2 μm latae. Carina parti valvae centrali approximata, fibulae regularite dispositis, 24—28 pro 10 μm. Structura tenera, striis 76—88 pro 10 μm, *K*=3, (см. таблицу, *6—8*).

Typus. URSS, Rossia, flumen Jama (provincia Magadan), 20 VII 1980. V. I. Michailov. In Institut Probl. Biol. Reg. Boreal (Magadan) conservatur. *N. archibaldii* Lange-Bert. similis, sed latae lanceolatae valvae differt.

Створки широколанцетные, резко суженные к клиновидным концам, 6—10 мкм дл., 1.8—2 мкм шир. Киль несколько смещен к центральной части створки, фибулы чередуются равномерно, 24—28 фибул в 10 мкм. Структура створки очень нежная, штрихов 76—88 в 10 мкм. Коэффициент отношения

структурных элементов $K=3$. В штрихе 12—13 ареол полигональной формы.

Обнаружен в обрастаниях в протоках устья р. Ямы (Магаданская обл.) при температуре воды 12—16 °С.

Т и п. СССР, РСФСР, р. Яма (Магаданская обл.) 20 VII 1980 г. В. И. Михайлов. Хранится в Институте биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (г. Магадан).

Данный вид тонкой структурой напоминает *N. archibaldii* Lange-Bert., от которого отличается широколанцетной формой створки.

Клетки одиночные, створки от овальных до широколанцетных, 4—7 мкм дл., 1.5—2 мкм шир. Концы створок от широкозакругленных до клиновидных. Киль чаще эксцентрический, но иногда чуть смещен к центральной части створки. Фибулы довольно грубые, 12—20 в 10 мкм, две срединные фибулы могут быть более широко расставлены. Штрихов 23—36 в 10 мкм, ареолы округлой формы, 4—5 в срединном штрихе (см. таблицу, *6—8*).

Космополит, мезогалоб. Индикатор мезосапробной зоны загрязнения. Обнаружен в бентосе и обрастаниях на дне мелководных проток в устье р. Ямы. Как и большинство космополитических представителей рода *Nitzschia*, имеет широкий экологический спектр.

От похожего вида *N. amphibia* (см. таблицу, *9*) отличается мелкими размерами клеток, более тонкой структурой створки и экологией.

Для *N. inconspicua* характерен полиморфизм. В ямской популяции этого вида можно выделить две морфологически различные группы экземпляров. Так, представители первой группы (см. таблицу, *4*) имеют створки овальной формы, в то время как у представителей второй (см. таблицу, *3*) створки более ланцетные, с клиновидными концами. Интересно, что коэффициент отношения структурных элементов, введенный нами в качестве нового таксономического признака для полиморфных видов рода *Nitzschia* (Михайлов, 1975, 1982), у этих групп также отличается и соответственно составляет 1.8 и 2.2. H. Lange-Bertalot (1977, tabl. 9, fig. 1—2) приводит микрофотографии двух створок *N. inconspicua* из водоемов Западной Европы, причем как габитус створок, так и коэффициенты отношения структурных элементов у них такие же, как и в ямской популяции этого вида.

*Nitzschia pusilla* (Kutz) Lange-Bert., 1977, tab. 21, fig. 278.

Створки удлиненно-эллиптические, суженные к слегка головчатым концам, 11—18 мкм дл., 2—2.5 мкм шир. Структура створки нежная, фибул 16—20, штрихов 44—56 в 10 мкм. Киль иногда немного смещен к центральной части створки (см. таблицу, *15—16*).

Индифферентный вид. Обнаружен в небольших водоемах в пойме р. Ямы при температуре 14—18 °С. Для СССР приводится впервые.

*Nitzschia valdestriata* Aleem, Hustedt, Bot. Not. 1951, plate 19, fig. 5.

Клетки одиночные, створки от линейных до эллиптических, с широко закругленными концами, 6—15 мкм дл., 2—2.5 мкм шир. Структура створки с хорошо выраженными поперечными ребрами, штрихов 18—22 в 10 мкм. Фибулы переходят в поперечные ребра, по 2 ребра от одной фибулы. Киль грубый, сильно эксцентрический, фибул 9—11 в 10 мкм, $K=2$. Ареолы в штрихе расположены в два ряда, 6—8 ареол в поперечном ряду центральной части створки (см. таблицу, *10—14*).

Мезогалоб. Обнаружен в мелководных протоках устья р. Ямы, в бентосе и обрастаниях на различных субстратах, нередко в значительном количестве. Известен в водоемах Англии, ФРГ, Австрии (Hustedt, 1959), Южной Африки (Cholnoky, 1959). Для СССР приводится впервые.

Очень полиморфный вид. В световом микроскопе может быть ошибочно идентифицирован как *N. amphibia* var. *thermalis* Boye P., так как характернейший признак вида — двойной ряд ареол между соседними поперечными ребрами — в световой микроскоп различить невозможно. *N. valdestriata* может служить хорошим примером того случая, когда количественные характеристики, даже такие традиционные, как размеры створок, отношение длины к ширине, отступают на второй план, в то время как качественные признаки (двойной ряд

ареол, дихотомическое ответвление ребер) приобретают решающее значение при идентификации этого вида.

В заключение еще раз отметим значительный полиморфизм рассмотренных видов, что способствует их широкому распространению в водоемах всех географических зон (космополиты). Таким образом, здесь можно заметить наличие связи между космополитизмом полиморфных видов рода *Nitzschia* и их экологией. Так, например, *N. valdestriata* и *N. inconspicua*, найденные в устье р. Ямы, обнаружены в сходных биотопах рек Западной Европы и Южной Африки. Думается, что космополитов среди диатомовых водорослей значительно больше, чем известно на сегодняшний день, так как сведения о местонахождении многих видов до сих пор неполны вследствие недостаточной изученности их таксономии и систематики.

## ЛИТЕРАТУРА

*Михайлов В. И.* Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 364—367. — *Михайлов В. И.* Оценка значимости таксономических признаков видов рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1090—1094. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 192—213. — *Cholnoky B. J.* Neue und seltene Diatomeen aus Afrika. IV. Diatomeen aus der Kaap-Provinz. — Öster. Bot. Zeit., 1959, t. 106, N 1/2, S. 1—65. — *Hustedt F.* Die Diatomeen flora des Salzlackengebiets im österreichischen Börgenland. — Öster. Akad. Wiss.-Math. Nat. Kl. Abt., 1959, Bd 1, N 168, S. 387—452. — *Lange-Bertalot H.* Eine Revision zur Taxonomie der *Nitzschiae lanceolatae* Grunov. — Nowa Hedw., 1977, vol. 28, N 2—3, S. 253—309.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 4 I 1983.

---

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (47+57)

Т. В. Макрый

## РЕДКИЕ И НОВЫЕ ДЛЯ АЗИИ И СССР ЛИШАЙНИКИ ИЗ ПРИБАЙКАЛЬЯ

T. V. MAKRYI. RARE AND NEW LICHEN SPECIES OF ASIA AND OF TH EUSSR FROM PRIBAICALJE

Приводятся данные о местонахождении на Байкальском хребте 23 видов лишайников, новых для Азии, СССР, азиатской части СССР и неарктической Азии. Для двух видов даны краткие описания.

В ходе обработки коллекции лишайников, собранной автором в 1978—1979 гг. на Байкальском хребте, был выявлен целый ряд видов, новых и редких для Азии и СССР. Часть материала мы опубликовали ранее (Макрый, 1981а, б). В данной статье приводятся данные о местонахождении на Байкальском хребте 23 видов лишайников, 2 из которых — *Acarospora fulva*[1] и *Sarcogyne picea* — новые для СССР, вид *Polyblastia singularis* — новый для Азии и СССР, 12 видов впервые указываются для Азии, остальные для азиатской части СССР и неарктических широт Азии. Все эти виды редки на территории СССР.

Находки сделаны на западном склоне Байкальского хребта — в районе горы Черского и по долинам рек Кунермы, Окунайки, Улькан, а также на восточном, обращенном к Байкалу склоне — по долине р. Рели и в районе мысов Рытый, Шартлай, Заворотный, Онокачан.

При определении материала мы пользовались «Определителем лишайников СССР» (Окснер, 1971; Макаревич, 1971, 1977; Инашвили, 1975; Питеранс, 1975; Ромс, 1975; Копачевская, 1977; Голубкова, 1978), согласно которому приводятся и данные о распространении видов. Для видов, не вошедших в «Определитель», указаны дополнительные источники, даны краткие описания.

Автор искренне благодарит за помощь, оказанную при определении вида *Acarospora fulva* Н. С. Голубкову и при определении *Leptogium minutissimum* Ц. Н. Инашвили.

1. *Opegrapha vulgata* Ach.

Мыс Онокачан, лиственничник спирейно-рододендроновый, на сухом стволике спиреи, 19 VIII 1978.

В СССР: Карельск. АССР, Ленингр. обл., Моск. обл., ЭССР, УССР (Карпаты).

Общее распространение. Европа, Сев. Америка (Канада, США).

2. *Pseudosagedia cinereopruinosa* (Schaer.) Mak.

Долина р. Рели в верхнем течении, 800 м над ур. м., берег моренного озера, кедровый лес кедровостланиковый кустарничковый, на ольхе кустарниковой (засыхающий ствол), 27 VIII 1978.

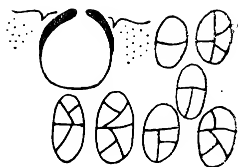
В СССР: ЭССР.

Общее распространение. Европа, Сев. Америка (США).

3. *Polyblastia gelatinosa* (Ach.) Th. Fr.

[1] Указано одно местонахождение лишайника *Acarospora fulva* из Горного Алтая.

Рис. 1. *Polyblastia singularis*: перитеций и споры. По: M. Servít (1954).



Район мыса Шартлай, водораздельное плато, гольцовый пояс, 1800 м над ур. м., травяно-кустарничковая мохово-лишайниковая тундра, мерзлотные медальоны, на известково-глинистом субстрате, 9 VII 1978.

В С С С Р: Арктика (европ. и сибир. секторы).

Общее распространение: Европа, Азия (Арктика), Сев. Америка (Берингов пролив).

4. *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxn.

Район горы Черского, левый исток ручья Длинного, подгольцовый пояс, 1450 м над ур. м., выходы доломитовых известняков, на камне, 14 VIII 1979.

В С С С Р: Арктика (европ. сектор), УССР (Карпаты).

Общее распространение. Европа, Сев. Америка.

5. *Polyblastia sendtneri* Krempelh.

Район горы Черского, левый исток ручья Длинного, подгольцовый пояс, 1450 м над ур. м., выходы доломитовых известняков, на мелкоземе и мхах в расщелине, 14 VIII 1979.

В С С С Р: Арктика (европ. и чукот. секторы), Карельск. АССР, Сев. Урал.

Общее распространение. Европа, Сев. Азия (Арктика).

6. *Polyblastia singularis* Arnold, 1868, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 18 : 949.

Слоевище полупогруженное в субстрат, буроватое, тонкое, цельное или местами мелкотрещиноватое, шероховатое. Коровой слой до 20 мкм, бесцветный или в верхней части фиолетово-буроватый. Перитеции голые, черные, погруженные в субстрат, слегка выступающие верхушками, шаровидные до полушаровидных, 0.15 мм в диам., с незначительно вдавленным выводным отверстием. Эксцикул 100—200 мкм толщ., в верхней части буро-черный, в нижней бледнее до бесцветного. Покрывальце тонкое, прижатое. Перифизы до 25 мкм. Сумки булавовидные 40—55×15—20 мкм. Споры шаровидные или овальные, с широкоокруглыми концами, 1—2-клеточные до слабомуральных, с 1—2 поперечными и 1—2 продольными перегородками, от светлых до желтых и темнобурых, 7—14 (18)×6—9 (11) мкм. Содержимое перитеция от иода краснеет (рис. 1).

Район горы Черского, левый исток ручья Длинного, подгольцовый пояс, 1450 м над ур. м., выходы доломитовых известняков, на камне, 14 VIII 1979.

Общее распространение: Европа (Швеция, Норвегия, Альпы, Балканы, Татры) (Servít, 1954; Santesson, 1984).

7. *Verrucaria cataleptoides* (Nyl.) Nyl.

Район горы Черского, левый приток ручья Длинного, гольцовый пояс, 1800 м над ур. м., берег карового озера, на камне у кромки льда, 1 VIII 1979.

В С С С Р: Карельск. АССР, Прибалтийские республики, УССР.

Общее распространение: Европа.

8. *Staurothele lithina* (Ach.) Zahlbr.

Район горы Черского, левый приток ручья Длинного, гольцовый пояс, 1800 м над ур. м., берег карового озера, на камне у кромки льда (вместе с *Verrucaria cataleptoides*), 1 VIII 1979.

В С С С Р: Арктика (европ. сектор), Карельск. АССР, Ленингр. обл., ЭССР.

Общее распространение: Европа, Азия (МНР) (Бязров и др., 1983), Сев. и Юж. Америка, Гренландия, Новая Зеландия.

9. *Microglaena muscorum* (Fr.) Th. Fr.

Мыс Рытый, юго-восточный склон, обращенный к Байкалу, 600 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на *Selaginella rupestris* (L.) Spring и мелкоземе среди камней, 25 VI 1978.

В С С С Р: Арктика (Чукот. п-ов), Карельск. АССР, Калинингр. обл., Кавказ.

Общее распространение: Европа, Кавказ, Азия (Арктика).

10. *Calicium subpusillum* Vain.

Долина р. Рели, левобережье, лесной пояс, 550 м над ур. м., сосново-лиственничный лес кустарничковый, на стволе лиственницы, 11 VIII 1978.

В СССР: ЭССР, УССР (Карпаты, Крым).

Общее распространение. Европа (СССР, Финляндия, Швеция, Норвегия) (Santesson, 1984).

11. *Diploschistes monticola* Räs.

Мыс Заворотный, долина ручья, 700 м над ур. м., лиственничник разнотравный зеленомошный, на валуне на отвесной поверхности, 15 VII 1979; долина р. Окунайки в верхнем течении, левобережье, северо-западный склон, подгольцовый пояс, 1000 м над ур. м., скалы, на поверхности камня, 17 VI 1979.

Имеется единственное указание на местонахождение этого вида в Карельской АССР, откуда он и описан.

Наш материал полностью соответствует описанию, помещенному в «Определителе лишайников СССР» (Питеранс, 1975). Гербарного образца мы не видели.

12. *Ephebe hispidula* (Ach.) Henssen.

Район горы Черского, левый исток р. Куркулы (Ленской), подгольцовый пояс, 1300 м над ур. м., русло ручья, скалы, на камне, 4 VIII 1979.

В СССР: Карельск. АССР.

Общее распространение: Сев. Европа, Гренландия.

13. *Ephebe trachytera* (Nyl. ex Vain.) Hanssen.

Район горы Черского, левый исток р. Куркулы (Ленской), гольцовый пояс, 2000 м над ур. м., стенка кара, сырая скала, 4 VIII 1979.

В СССР: Арктика (азиатск. сектор), Карельск. АССР.

Общее распространение: Сев. Европа, Азия (Арктика).

14. *Placynthium pannariellum* (Nyl.) H. Magn.

Район горы Черского, левый приток ручья Длинного, гольцовый пояс. 1800 м над ур. м., берег карового озера, на камне, 1 VIII 1979.

В СССР: Карельск. АССР.

Общее распространение: Европа.

15. *Polychidium umhausense* (Auersw.) Henssen.

Долина р. Окунайки выше оз. Дальнего, 600 м над ур. м., смешанный кедрово-елово-пихтовый лес папоротниковый, на рябине и березе, 18 VI 1979; верховье р. Кунермы, 900 м над ур. м., смешанный елово-пихтово-кедровый лес кашкаровый зеленомошный, на замшелом стволе рябины до высоты 2 м, 11 IX 1979; долина р. Улькан в нижнем течении, 500 м над ур. м., ельник зеленомошный, на колоднике, 30 VI 1976.

В СССР: Кавказ (ГССР).

Общее распространение: Европа, Кавказ, Сев. Америка, Новая Зеландия.

16. *Leptogium minutissimum* (Flk.) Fr.

Долина р. Рели, 700 м над ур. м., смешанный сосново-лиственничный лес бруснично-разнотравный зеленомошный, на замшелом камне — на мхе, 24 VIII 1978.

В СССР: Карельск. АССР, ЭССР, БССР, УССР, Кавказ.

Общее распространение: Европа, Кавказ, Сев. Америка.

17. *Lecanora mughicola* Nyl.

Верховье р. Рели, подгольцовый пояс, 1600 м над ур. м., южный склон, каменная россыпь, на сухой древесине кедрового стланика, 26 VIII 1978.

В СССР: Сев. Кавказ (Кубань).

Общее распространение: Европа (ФРГ, Австрия, Польша, Чехословакия, Болгария), Кавказ.

18. *Aspicilia lapponica* (Zahlbr.) Oxn.

Район мыса Шартлай, водораздельное плато, гольцовый пояс, 1800 м над ур. м., каменные россыпи, на камнях, 9 VII 1978.

В СССР: Кольск. п-ов. Для Прибайкалья (Голубкова, 1981) приводится на основании нашего материала.

Общее распространение: Европа (Финляндия, СССР), Азия (МНР) (Голубкова, 1981).

19. *Acarospora fulva* Golubk., 1979, Нов. сист. низш. раст. 16 : 130.

Мыс Онокачан, берег Байкала, 500 м над ур. м., южный склон, маряна, скалы, на отвесной поверхности, 1 IX 1979.

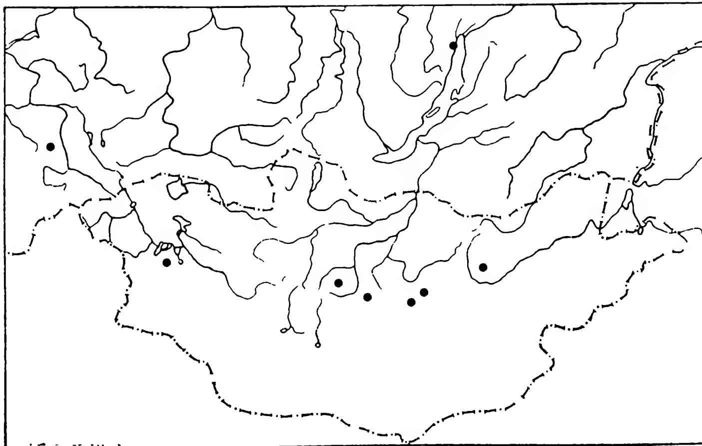


**Рис. 2. Ареал** *Acarospora fulva.*

По: Н. С. Голубкова (1981), с дополнениями.

При обработке материала, собранного автором в 1981 г. в Горном Алтае, было установлено еще одно местонахождение вида *A. fulva.*

Горный Алтай, Онгудайский р-н, Семинский хребет, окрестности Теньгинского озера, лесостепной пояс, скалы южной экспозиции (глинистые сланцы), на камнях, 8 VIII 1981.

В С С С Р: на основании нашего материала приводится для Прибайкалья (Голубкова, 1981).

Общее распространение: Азия (МНР) (Голубкова, 1979, 1980, 1981; Бязров и др., 1983).

До обнаружения лишайника на Байкальском хребте Н. С. Голубкова считала его монгольским эндемиком. Новое местонахождение на Алтае значительно расширяет известный ареал вида (рис. 2).

20. *Biatorella fossarum* (Duf.) Th. Fr.

Район горы Черского, левый приток ручья Длинного, подгольцовый пояс, 1100 м над ур. м., долина ручья, кедрово-пихтовый лес, на замшелом валуне на мхах, 1 VIII 1979.

В СССР: Карельск. АССР, Сарат. и Волгогр. области, Чукот. п-ов (Nylander, 1888, цит. по: Макарова, 1983).

Общее распространение: Европа (СССР, Фенноскандия, Великобритания, Франция, ФРГ, Австрия, Швейцария, Польша, Чехословакия, Венгрия, Югославия, Италия), Азия (Чукот. п-ов), Сев. Африка, Сев. Америка.

21. *Sarcogyne picea* H. Magn.

Мыс Рытый, конус выноса, 500 м над ур. м., каменистая разнотравная степь, на камне, 24 VII 1978.

Общее распространение: Центр. Азия (МНР, КНР).

22. *Pertusaria excludens* Nyl.

Долина р. Окунайки выше оз. Дальнего, северо-западный склон, 900 м над ур. м., на отвесной поверхности скалы, 17 VI 1979.

В С С С Р: АзССР.

Общее распространение: Европа (Испания, Португалия, Франция, Италия), Кавказ.

М. Ф. Макаревич (1971) отмечает, что местонахождение в АзССР может вызвать некоторые сомнения, так как оно оторвано от основного ареала. Новое местонахождение еще более удалено от известного ареала, тем не менее образец соответствует описанию. Слоевище от K кроваво краснеет, от P сердцевина становится оранжевой.

23. *Phaeophyscia endophoenicea* (Harm.) Moberg.

Слоевище листоватое, в виде неправильных розеток, более или менее прижатое к субстрату. Лопасти довольно узкие, вильчато разветвленные, черепитчато налегающие друг на друга. Верхняя поверхность серовато-зеленоватая

(во влажном состоянии зеленоватая), без налета; нижняя — черная с простыми ризинами. Сорали краевые губовидные. Сердцевина красно-оранжевая. Апотеции крайне редки (у нашего образца отсутствуют). От К кора не изменяется, а сердцевина винно краснеет.

Мыс Шартлай, долина речки, 550 м над ур. м., лиственнично-тополево-осиновый лес разнотравный, на замшелом валуне — на мхах, 12 VII 1978.

В СССР:?

Общее распространение: Европа (Фенноскандия) (Moberg, 1977).

## ЛИТЕРАТУРА

*Бязров Л. Г., Губанов И. А., Ганболд Э. и др.* Флора Восточного Хангая (МНР). М.: Наука, 1983. 184 с. — *Голубкова Н. С.* Сем. *Acarosporaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука, 1978, с. 137—292. — *Голубкова Н. С. Acarospora fulva* Golubk. — новый вид лишайника из Монголии. — Нов. сист. низш. растений. Л.: Наука, 1979, т. 16, с. 129—133. — *Голубкова Н. С.* Желтоокрашенные виды рода *Acarospora* Massal. Монголии. — Нов. сист. низш. раст. Т. 17. Л.: Наука, 1980, с. 120—134. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Инашвили Ц. Н.* Сем. *Collemataceae—Pannariaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1975, с. 80—139. — *Копачевская Е. Г.* Сем. *Verrucariaceae—Polyblastiaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Л.: Наука, 1977, с. 7—106. — *Макаревич М. Ф.* Сем. *Pertusariaceae*. Род *Lecanora*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1971, с. 7—146. — *Макаревич М. Ф.* Сем. *Arthopyreniaceae—Graphidaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Л.: Наука, 1977, с. 151—274. — *Макарова И. И.* Лишайники юго-востока Чукотского полуострова (Бухта Пенкигней). — Нов. сист. низш. раст. Т. 20. Л.: Наука, 1983, с. 146—150. — *Макрый Т. В.* Новинки для лихенофлоры СССР. — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 1, с. 129—132. — *Макрый Т. В.* Новые и редкие лишайники из Прибайкалья. — В кн.: Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука, 1981б, с. 224—225. — *Окснер А. Н.* Род *Aspicilia*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1971, с. 146—217. — *Питеранс А. С.* Сем. *Diploschistaceae—Coenogoniaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1975, с. 45—62. — *Ромс Е. Г.* Сем. *Caliciaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1975, с. 7—37. — *Moberg R.* The Lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia. — Acta Univ. Upsal., Symb. Bot. Upsal., 1977, vol. 22, N 1. 108 p. — *Santesson R.* The lichens of Sweden and Norway. Stockholm and Uppsala, 1984. 333 p. — *Servít M.* Ceskoslovenske lisejmky celedi *Verrucariaceae*. Praha: Naklad. Ceskoslov. Akad. ved, 1954. 248 p.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 13 IV 1984.

---

УДК 581.9 (474.5)

Бот. журн., т. 70, № 1(

**В. П. Мотекайтите**

# О НОВЫХ И РЕДКИХ РУДЕРАЛЬНЫХ ВИДАХ ЛИТОВСКОЙ ССР

V. P. MOTIEKAITYTE. ABOUT NEW AND RARE RUDERAL SPECIES FROM THE LITHUANIAN SSR

Сообщается о местонахождениях 3 новых и 15 редких и очень редких для Литовской ССР рудеральных видов.

В 1983—1984 гг. при исследовании рудеральной растительности Литвы мы обнаружили ряд видов, которые в ботанической литературе для республики еще не указывались или являются редкими («Lietuvos TSR flora», 1961, 1963, 1971, 1976, 1980). Характеризуя биотопы, где описываемые рудеральные растения были встречены, мы использовали классификацию типов антропогенных экотопов, предложенную P. Eliáš (1981), и рудеральных сообществ Литвы, выполненную автором.

Гербарные экземпляры, подтверждающие находки этих видов, хранятся в Гербарии Института ботаники АН ЛитССР в Вильнюсе (WI).

1. *Aegilops cylindrica* Host. — В г. Радвилишкисе один плодоносящий экземпляр найден 30 VII 1984 на укрепленном щебнем склоне ж.-д. насыпи, на месте формирования товарных составов. Этот вид еще не приводился для Литвы и Прибалтики. Ближайшие единичные местонахождения этого сорняка — юг европейской части СССР, Кавказ и Средняя Азия, северо-запад европейской части СССР — Ленинградская и Калининская области (Цвелев, 1977).

2. *Bromus japonicus* Thunb. — На ж.-д., станции Шяуляй 30 VII 1984 найдено несколько экземпляров *B. japonicus*, которые росли между рельсами и были повреждены проходящими поездами. В Радвилишкисе обнаружено несколько рудеральных участков площадью 10—20 м², покрытых плодоносящими растениями этого вида на кучах шлака и мусора, в той части ж.-д. станции, где формируются товарные составы. *B. japonicus* как заносное растение встречается в Прибалтике и в соседних с прибалтийскими республиками флористических районах европейской части СССР («Флора европейской части СССР», 1974) — Верхне-Днепровском, Ладожско-Ильменском. На территории Польши этот вид является редким.

3. *Alopecurus myosuroides* Huds. — Этот вид еще не приводился для Литвы. В 1984 г. мы отмечали его на ж.-д. станциях: Шяуляй — 29 VII 1984, Радвилишкис — 30 VII 1984, и в Аукштеи Паняряй — пригород Вильнюса — 21 VIII 1984. Многочисленные цветущие экземпляры *A. myosuroides* растут на ж.-д. полотне этих станций. Ближайшее местонахождение этого вида — Рига (Шулц, 1976).

4. *Panicum capillare* L. — В Шяуляе группа цветущих растений найдена 29 VII 1984 на территории ж.-д. станции. Все экземпляры облеплены грязью и машинным маслом от проходящих поездов, что затрудняет нормальное развитие растений. Ранее как новый для республики мы отмечали этот вид в Радвилишкисе (Мотекайтите, 1985). Ближайшее местонахождение на северо-западе европейской части СССР — г. Тарту («Флора европейской части СССР», 1974). *P. capillare* можно отнести как к адвентивным видам, так и к группе растений — «беглецов из ботанических садов» (гербарий одичавшего в Каунасском ботаническом саду растения хранится в WI). Как одичавший этот вид отмечен и в Польше (Szafer e., a., 1976).

5. *Polygonum kitaibelianum* Sadl. — По нескольку цветущих и плодоносящих растений этого вида найдено на ж.-д. станции Радвилишкис, на укрепленном щебнем склоне горки — месте формирования товарных составов 30 VII 1984 и в Вильнюсе 14 VIII 1984 на крутом эрозируемом склоне в зоне железной дороги. Ранее как новый для республики мы отмечали этот вид на городской свалке Радвилишкиса (Мотекайтите, 1985).

6. *Atriplex tatarica* L. — Несколько десятков плодоносящих экземпляров найдено на путях ж.-д. ст. Шяуляй 29 VII 1984 и Вильнюса 14 VII 1984. Этот редкий для Литвы меридионально-температный континентальный вид Европы и Средней Азии пока отмечен только в четырех местах республики: Вильнюсе, Каунасе, Клайпеде и Кретинге. Ближайшее местонахождение данного вида от новой точки за пределами республики находится в Риге (Шулц, 1976, 1977).

7. *Silene viscosa* (L.) Pers. — В Вильнюсе на городской свалке у пос. Мицкунай 16 VIII 1984 найден один отцветший экземпляр. Этот вид в Литовской ССР собран впервые. *S. viscosa* является меридионально-температным континентальным и литоральным видом Европы и Западной Азии. Он встречается в сообществах термофильных травянистых растений на прибрежных и материковых песках. Так как сообщества и экотопы материковых песков характерны для юго-восточной песчаной равнины Литвы, на территории которой расположен пос. Мицкунай, найденный нами экземпляр, наверно, занесен с песком из таких природных экотопов. В литературе нам не удалось найти данных о распространении *S. viscosa* в качестве адвентивного растения, кроме сообщения А. А. Шулца (1976) о находке этого вида в Риге в 1961 г.

8. *Lathyrus tuberosus* L. — Одно цветущее растения найдено в Шяуляе, на территории ст. Губерния, на демонтированных подъездных ж.-д. путях у зер-

нохранилища 23 VII 1983. В Вильнюсе обнаружено несколько цветущих растений этого вида 14 VII 1984 на небольшой свалке между подъездными путями товарной ж.-д. станции. *L. tuberosus* является обычным сорняком Южной и Средней Европы, на Северо-Германской низменности этот вид еще часто встречается, но в качестве неофита, как в базиофильных сегетальных сообществах (из союза Caucalidion lappulae Tx. 50), так и по краям полей и дорог, на Польской низменности он становится значительно более редким и находится здесь у своей северной границы ареала (Szafer e. a., 1976). Этот редкий для Литвы заносный вид был известен из пригорода Вильнюса — Маркучай, Ионишкелиса и окрестностей Каунаса. На северо-западе европейской части СССР в качестве адвентивного вида неоднократно отмечен в Ленинградской, Новгородской, Псковской областях и в Эстонии (Гусев, 1978).

9. *Sisymbrium wolgense* Bieb. ex Fourn. — Группы цветущих растений обнаружены на ж.-д. путях станций Шяуляй 29 VII 1984 и Аукштеи Паняряй 21 VIII 1984. Этот вид был встречен в Литве в самое последнее время (Мотекайтите, 1985). Новые местонахождения и довольно высокая частота встречаемости на ж.-д. путях вышеуказанных станций этого субмеридионального континентального восточно-европейского вида связаны с происходящим в настоящее время очень сильным распространением *S. wolgense* по железным дорогам Северо-Запада (Гусев, 1976).

10. *Camelina microcarpa* Andrz. — В Радвилишкисе на склоне сортировочной горки 29 VII 1984 найдено несколько десятков плодоносящих экземпляров, произрастающих на щебне. Это повторное нахождение данного вида в этой точке (Мотекайтите, 1985).

11. *Rapistrum rugosum* (L.) All. — В Вильнюсе на действующей городской свалке у пос. Мицкунай 14 VIII 1984 найдено одно плодоносящее растение. В ассоциации Chenopodietum stricti Oberd. 1957 преобладали *Atriplex prostrata*, *Chenopodium album*, *Ch. strictum*, *Polygonum aviculare*. Этот эвриокеанический синантропный южно-европейский вид приводился только для Капсукаса. Ближайшее местонахождение за пределами республики находится в Риге (Шулц, 1976, 1977).

12. *Malva verticillata* L. — В Вильнюсе на действующей городской свалке у пос. Мицкунай 16 VIII 1984 найден один цветущий и плодоносящий экземпляр в несомкнутых зарослях рудеральных видов. Раньше одичавшие растения этого вида уже были обнаружены в Вильнюсе (несколько местонахождений в разных частях города) и в ряде населенных пунктов Вильнюсского р-на, в Каунасе.

13. *Epilobium adenocaulon* Hausskn. — В 1984 г. отмечены следующие местонахождения этого вида в республике: 1) В Лаздийском р-не, 8 VII 1984, в окрестностях оз. Гайлекас, в глубоком понижении, замкнутом со всех сторон невысокими холмами, на месте вырубленного заболоченного черноольшанника отмечены многочисленные цветущие и плодоносящие экземпляры этого вида. В вышеуказанном открытом экотопе, богатом питательными веществами, сформировалось нитрофильное сообщество рудеральных растений (Grime, 1978). В этом сообществе преобладает *E. adenocaulon* (проективное покрытие — 50 %). Этот вид по сравнению с другими (*Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Poa trivialis*, *Potentilla norvegica*, *Urtica dioica* и др.) является типичным рудеральным растением, обладающим следующими приспособлениями: быстрым ростом, коротким жизненным циклом, высокой семенной продуктивностью, доминированием за счет синхронности прорастания семян и высокой плотности особей. 2) В Лаздийском р-не, 8 VII 1984 в Вайнюнском карьере, в сыром понижении у подножия склона *E. adenocaulon* преобладает (покрытие — 50 %) в пионерном сообществе, в состав которого входят ювенильные экземпляры *Salix myrsinifolia*, *S. acutifolia*, *S. alba*, *S. purpurea*, а также *Agrostis stolonifera*, *Alisma plantago-aquatica*, *Juncus alpinus*, *J. compressus*, *Typha latifolia*, *Marchantia polymorpha*. *Epilobium adenocaulon* в вышеуказанных местонахождениях нашли и определили М. Наткевичайте-Иванаускене и Ю. Тупчяускайте. 3) В Вильнюсе единичные цветущие экземпляры найдены у снесенного дома в Ерузале 20 VII 1984 в сообществе Tanaceto—Artemisietum vulgaris Br.-Bl. 1949, в котором преобладали *Artemisia vulgaris*, *Leonurus quinquelobatus*, *Urtica dioica* и др. 4) В Вильнюсе на северо-западном склоне действующей городской свалки у пос. Фабионишкес 6 VII 1984

в густых зарослях деградирующей ассоциации Erigeronto—Lactucetum Lohmeyer in Oberd. 1957, в состав которой входили *Artemisia vulgaris*, *Erigeron canadensis*, *Lactuca serriola*, *Matricaria perforata*. Обнаружены растения *E. adenocaulon* в таком же количестве и в состоянии, как и в предыдущем местонахождении. 5) В Шяуляе несколько десятков цветущих и плодоносящих экземпляров найдено 29 VII 1984 на путях городской ж.-д. станции.

Этот редкий для Литвы меридионально-бореальный американский вид чаще встречается в восточной Литве (3 местонахождения), в западной части республики отмечен между Ретавасом и Палангой. Пять вышеуказанных новых местонахождений свидетельствуют о быстром распространении этого относительно недавно занесенного в Западную Европу неофита (на территории, занимаемой ГДР и ФРГ, как указывают Rothmaler e. a., 1981, он первый раз отмечен в 1957 г.) в пределах республики.

14. *Potentilla intermedia* L. — В Шяуляе на плоской обочине ж.-д. полосы в зоне городской станции в замкнутом придорожном рудеральном сообществе (из термофильного союза Dauco—Melilotion Görs 1966) 29 VII 1984 найдено несколько цветущих и плодоносящих экземпляров. Этот редкий в Литве темпeратно-бореальный субконтинентальный европейский вид отмечен только в Вильнюсе и Ионишкелисе. Ближайшее местонахождение от выявленной точки за пределами республики — Рига (Шулц, 1976, 1977).

15. *Falcaria vulgaris* Bernh. — В Клайпеде один сильно разросшийся плодоносящий экземпляр найден 21 VIII 1983 между ж.-д. путями городской станции. Для Клайпеды этот вид отмечен вторично: в первой половине XX в. *F. vulgaris* там находил немецкий ботаник Абромейт (цит. из Lietuvos TSR flora. . ., 1976). Второе, только в последнее время установленное местонахождение этого очень редкого в Литве меридионально-темпeратного субконтинентального европейского вида — Вильнюс.

16. *Mentha spicata* L. — В Вильнюсе в неэксплуатируемой части городской свалки у пос. Фабионишкес, в замкнутом сообществе термофильных луговых и рудеральных видов 6 VIII 1984 собрано несколько экземпляров цветущих растений. *M. spicata* очень редко выращивается в Литве (одно местонахождение в Варенском р-не). В качестве одичавшего растения этот вид на территории республики не отмечен. Не исключено, что найденные нами экземпляры являются результатом заноса из местообитаний вне пределов республики. Интересно отметить, что в ГДР и ФРГ (Rothmaler e. a., 1981) этот вид как неофит распространяется на свалках и входит в состав рудеральных сообществ из союзов Onopordion acanthii Br.-Bl. 26 и Arction Tx. (37) 47, очень характерных для Вильнюсского р-на.

17. *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. — В Шяуляе на ж.-д. подъездных путях у рамп складов городской станции 29 VII 1984 найдено несколько цветущих экземпляров. Раньше этот очень редкий в Литве американский синантропный вид был отмечен только в Вильнюсе и Каунасе. Ближайшее местонахождение от этой точки за пределами республики — Рига (Шулц, 1976).

18. *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. — В Шяуляе на перегрузочных путях городской ж.-д. товарной станции 29 VII 1984 найдена колония цветущих и плодоносящих растений. Этот очень редкий для Литвы меридионально-бореальный континентальный циркумполярный вид до сих пор был известен только из Клайпеды (Смелте). Ближайшее местонахождение от новой точки — Рига (Шулц, 1976).

## ЛИТЕРАТУРА

*Гусев Ю. Д.* Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 4, с. 567—570. — *Гусев Ю. Д.* Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей. — Бот. журн., 1978, т. 69, № 4, с. 586—589. — *Мотекайтите В. П.* О местонахождениях новых и редких для Литовской ССР рудеральных видов. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 535—538. — *Флора* европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 404 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 244—255. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1445—1454. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора города Риги. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1513—1523. — *Eliáš P.* Anthropogéne ekotopy v životnom prostredi a ich typizácia. — Životné prostredie, 1981, N15, p. 325—329. — *Grime J. P.* Interpretation of small-scale

patterns in the distribution of plant species in space and time. — Verb. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk., 1978, R. 2, D. 70, p. 101—121. Discuss, p. 121—124. — Lietuvos TSR flora. Vilnius: Valst. polit. ir moksl. lit. l-kla, 1961, t. 2. 662 p.; 1963, t. 3. 715 p.; Mintis, 1971, t. 4. 879 p. Mokslas, 1976, t. 5. 611 p.; 1980, t. 6. 420 p. — *Szafer W.*, *Kulczyński S.*, *Pawłowski B.* Rośliny Polskie. Warszawa, 1976. 1020 S. — *Rothmaler W.*, *Meusel H.*, *Schubert R.* Exskursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1981, Bd 2. 612 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 II 1985.

---

УДК 581.9 (470.324)

Бот. журн., т. 70, № 10

**К. Ф. Хмелев, Т. И. Кунаева**

# О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

K. F. KHMELEV, T. I. KUNAEVA. ON SOME RARE AND NEW PLANTS IN THE FLORA OF VORONEZH REGION

Приводятся сведения о некоторых редких и новых растениях во флоре Воронежской области.

Основными сводками по видовому составу сосудистых растений Воронежской обл., вышедшими за последнее время, являются работы Н. С. Камышева и К. Ф. Хмелева (1976) и Н. С. Камышева (1978). Тем не менее работу по инвентаризации флоры Воронежской обл. нельзя считать законченной. В этом отношении показательна статья Н. Н. Цвелева с соавторами (1982), в которой сообщается о 22 новых для Воронежской обл. видах, не указывавшихся в вышеназванных сводках.

В результате флористического обследования меловых обнажений Воронежской обл., проведенного в 1982—1984 гг., мы нашли ряд новых и редких для исследуемой территории видов растений. Гербарный материал, подтверждающий наши находки, хранится в Гербарии Воронежского государственного университета.

Обзор новых и редких видов дается в алфавитном порядке.

*Botrychium lunaria* (L.) Sw. — Указывается для Воронежского (Камышев, Хмелев, 1976) и Хоперского (Цвелев и др., 1982) заповедников. Найден на лесистом меловом склоне севернее с. Лосево Семилукского р-на.

*Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek. — В Центральном Черноземье указывается только для Курской и Белгородской областей (Камышев, 1978). Обнаружен на влажном мелу у подножий меловых склонов по правобережью р. Скупая Потудань у сел Мардьяново и Верховье (Нижнедевицкий р-н).

*Centaurea tanaitica* Klok. — Найден на зарастающих обнажениях мела у с. Монастырщина Богучарского р-на и на степном склоне у с. Софиевка Кантемировского р-на. Вообще этот вид распространен южнее — в Украинской ССР и Ростовской обл. (Черепанов, 1963 : 404—405). Единственное указание о нахождении его в Воронежской обл. есть у П. Ф. Маевского (1964); он отмечает, что этот вид был однажды собран на исследуемой территории.

*Cephalaria litwinowii* Bobr. — Редкий эндемичный для средней полосы европейской части СССР вид (Бобров, 1978 : 42). Указывается только для Борисоглебского р-на, по р. Савале (Маевский, 1964) и Новохоперского р-на (Цвелев и др., 1982). Найден в Подгоренском р-не у с. Старогришевка.

*Clematis pseudoflammula* Schalh. ex Lipsky. — Сведения о точных местонахождениях этого редкого эндемичного для юга европейской части СССР и Кавказа (Крашенинников, 1937 : 320) растения на территории Воронежской обл. отсутствуют. Единичные экземпляры этого безусловно заслуживающего охраны вида обнаружены только в нескольких пунктах: у сел Залужное

и Колыбелка Лискинского р-на, у сел Семейка и Кувшин Подгоренского р-на, у с. Липовка Бобровского р-на.

*Dianthus carbonatus* Klok. — Новый вид для флоры Центрального Черноземья. Собран на мергельном склоне южнее с. Белая Горка Богучарского р-на. Эндемик юга европейской части СССР (Шишкин, 1936: 830—831).

*Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh). Schult. — Обнаружен в нагорном березняке у с. Дерезовка Верхнемамонского р-на.

*Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch. — Новый для Центрального Черноземья вид. Собран на нарушенных меловых склонах правобережья р. Подгорной у сел Никольское и Нижний Бык Воробьевского р-на.

*Galatella divaricata* (Fisch. ex Bieb.) Novopokr. — Новый для Центрального Черноземья вид. Найден на степном склоне с выходами мела у с. Манино Калачеевского р-на и у обочины дороги вблизи с. Коренное Воробьевского р-на.

*Galium articulatum* Lam. — Не приводится для Центрального Черноземья в работе Камышева (1978). У Маевского (1964) отмечается для Калачеевского р-на Воронежской обл. и Елецкого р-на Липецкой обл. Обнаружен у подножия мелового склона вблизи посевов в окрестностях с. Залужное Лискинского р-на.

*Genista tanaitica* P. Smirn. — Эндемичный для Среднего Дона вид (Шишкин, 1945 : 67). Кроме Кантемировского р-на (Камышев, Хмелев, 1976), найден в Петропавловском, Россошанском, Калачеевском и Верхнемамонском районах.

*Hackelia deflexa* (Wahlenb.) Opiz. — В пределах Центрального Черноземья указывается только для Липецкой и Белгородской областей, где является редким растением (Камышев, 1978). Восточнее Воронежской обл. (Горьковская, Ульяновская, Саратовская, Куйбышевская области, Татарская АССР) встречается довольно часто (Маевский, 1964).

Следует отметить, что этот вид с огромным ареалом в Евразии (не считая североамериканского участка) от Камчатки до Пиренеев, вдоль всей таежной полосы, распространен очень неравномерно. Он обилен на Урале, в Поволжье, а далее к западу постепенно редеет и становится обычным только в области Средней Европы (Попов, 1953 : 480—481; Доброчаева, 1981 : 169).

Собран на облесенном меловом склоне вблизи с. Подгорное (правобережье р. Черная Калитва) Россошанского р-на.

*Hedysarum grandiflorum* Pall. — Редкий, спорадично распространенный вид, кроме Лискинского р-на (Камышев, Хмелев, 1976), был обнаружен в Бобровском (у с. Липовка), Павловском (у с. Антиповка), Подгоренском (у с. Подгорное) и Кантемировском (у с. Волоконовка) районах.

*Marrubium peregrinum* L. — Новый вид для Центрального Черноземья. Найден на меловых склонах правобережья р. Дон у сел Белогорье Подгоренского р-на и Новая Калитва Россошанского р-на.

*Orobanche coerulescens* Steph. — Найден в Новохоперском р-не (Цвелев и др., 1982), ранее для Воронежской обл. не приводился. Мы обнаружили его у с. Манино Калачеевского р-на. Паразитирует на *Artemisia marschalliana* Spreng.

*Teucrium chamaedrys* L. — Мы собрали этот вид на степном склоне с выходами мела у с. Кривоносовка в урочище Большой Яр Кантемировского р-на. Прежде указывался только для меловых обнажений Курской и Белгородской областей (Камышев, 1978).

## ЛИТЕРАТУРА

*Бобров Е. Г.* Сем. *Dipsacaceae* Lindl. — Ворсянковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978, с. 37—46. — *Доброчаева Д. Н.* Сем. *Boraginaceae* Juss. — Бурачниковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 113—179.— *Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1978. 116 с. — *Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976. 181 с. — *Крашенинников И. М.* Род Ломонос — *Clematis* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 310—321. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР / Под ред. Б. К. Шишкина. Л.: Колос, 1964. Изд. 9-е. 879 с. — *Попов М. Г.* Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae* G. Don. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 97—690. — *Цвелев Н. Н., Нескрябина Е. С., Печенюк Е. В.* Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском государственном заповеднике. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 713—721. — *Черепанов С. К.* Род Василек — *Centaurea* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 28.

М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 370—435. — *Шишкин Б. К.* Род Гвоздика — *Dianthus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 803—861. — *Шишкин Б. К.* Род Дрок — *Genista* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 11. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1945, с. 54—69.

Воронежский государственный университет. Получено 16 XI 1984.

---

УДК 581.9(571.5) Бот. журн., т. 70, № 10

Н. К. Ковтонюк

# НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СИБИРИ ВИД *JUNCUS TENUIS* (*JUNCACEAE*)

N. K. KOVTONJUK. *JUNCUS TENUIS* (*JUNCACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE SIBERIA

Обнаружен новый для Сибири вид *Juncus tenuis* на южном побережье оз. Байкал.

В Гербарии им. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS) обнаружен новый для флоры Сибири вид *Juncus tenuis* Willd., собранный А. А. Киселевой в июле 1974 г. на южном побережье оз. Байкал, около ст. Мурино. Гербарный материал был прежде неверно определен как *J. filiformis* L. У растений не было еще развитой коробочки, что, вероятно, и послужило причиной неправильного определения. *J. tenuis* имеет ряд характерных признаков: стебель облиственный; листья 1—1.5 мм шир., при основании с двумя продолговатыми округло-тупыми ушками до 3 мм дл.; из двух прицветных листьев соцветия один равен соцветию, а другой превышает его в 2 раза; листочки околоцветника тонкозаостренные, ланцетные.

Был просмотрен гербарий по *J. tenuis* из европейской части СССР и Дальнего Востока, хранящийся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), что окончательно убедило нас в том, что экземпляр с южного побережья оз. Байкал принадлежит *J. tenuis*. Правильность определения подтвердила Т. В. Егорова, которую автор благодарит.

Согласно литературным данным, *J. tenuis* в Сибири до сих пор не был отмечен, и указанное местонахождение его пока единственное.

Интересна, на наш взгляд, история распространения этого вида. *J. tenuis* был описан из Северной Америки в 1799 г. В начале XIX в. он был занесен на евроазиатский континент, где впервые обнаружен в Бельгии в 1824 г., затем в южной Германии — в 1834 г. (Poeverlein, 1912). Позднее данный вид был отмечен в Ирландии (Praeger, 1903), на Британских островах (Bennett, 1915), в Финляндии (Törnroth, 1951—1952), в Центральной Италии (Montelucci, 1961) и Швеции (Fagerlund, 1965). В. И. Кречетович и Н. Ф. Гончаров (1935) указывают на нахождение *J. tenuis* в европейской части СССР (Верхне-Волжский, Волжско-Донской районы «Флоры СССР», Крым) и на Кавказе. В. С. Новиков (1976) приводит данные о более широком распространении вида в европейской части СССР (центральные, западные, восточные районы) и в Прибалтике. Недавно этот вид обнаружен и на Дальнем Востоке в окрестностях Владивостока (Новиков, 1982). Согласно данным S. Snogerup (1980), *J. tenuis* широко натурализовался в Европе, особенно в северной, центральной и западной ее частях.

Быстрому распространению *J. tenuis* способствует большая продуктивность семян. Так, *E. Salisbury* (1974) отмечает, что на взрослом растении находится 11—12 соцветий; в каждом из них от 4 до 52 коробочек, содержащих 60—450 семян. Таким образом, одно растение может производить до 30 тыс. семян, около 30 % из них прорастает. Незначительный размер семян и их веретеновидная форма способствуют расселению семян при движении пешеходов и транспорта. В связи с этим *J. tenuis* произрастает обычно на нарушенных местообитаниях (края дорог, опушки, поляны).

Занос вида на побережье Байкала возможен как со стороны Дальнего Востока, так и из европейской части СССР, поскольку здесь проходит Транссибирская железнодорожная магистраль; кроме того, южное побережье Байкала очень часто посещают туристы. В этом районе, как отмечает Киселева (1977), благодаря влиянию озера создаются исключительно благоприятные климатические условия для сохранения заносных видов, которые здесь натурализуются.

## ЛИТЕРАТУРА

*Киселева А. А.* Флористические находки на южном побережье озера Байкал. — Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1977, т. 3, № 15, с. 36. — *Кречетович В. И., Гончаров Н. Ф.* Род Ситник — *Juncus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 504—559. — *Новиков В. С.* Род Ситник — *Juncus* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 60—76. — *Новиков В. С.* Обзор видов рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) на Дальнем Востоке СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1982, т. 19, с. 52—61. — *Bennett A. Juncus tenuis* Willd.: its distribution in the British Isles. — Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 1915, vol. 26, p. 408—411. — *Fagerlund C. A.* Ett fynd av *Juncus tenuis* Willd. i Dunker, södermanland. — Svensk Bot. Tidskr., 1965, vol. 59, N 2, p. 225. — *Montelucci G. Juncus tenuis* Willd. nuovo nell Italia Centrale. — Nuovo Giorn. Bot. Ital., 1961, vol. 68, N 3—4, p. 383. — *Poeverlein H. D. Juncus tenuis* in Süddeutschland. — Allgem. Bot. Zeitschr., 1912, Bd 18, Hf 12, S. 154—158. — *Praeger R. G. Juncus tenuis* in Codown. — Irish Nat., 1903, N 3, p. 8. — *Salisbury E. I.* The reproduction of *Juncus tenuis* (*Juncus macer*) and its dispersal. — Trans. Bot. Soc. Edinburgh, 1974, vol. 42, N 2, p. 187—190. — *Snogerup S. Juncus* L. — In: Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge: Univ. Press, 1980, p. 102—111. — *Törnroth H. Juncus macer* Gray, ny för Finland. — Mem. Soc. Fauna et Flora Fen., 1951—1952, N 27, p. 8—10.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 21 VII 1983.

# ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 630.907.32

С. М. Стойко, Д. С. Саик, Д. Д. Сухарюк, Л. А. Тасенкевич

## КАРПАТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК И НЕОБХОДИМОСТЬ УЛУЧШЕНИЯ ЕГО ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ

S. M. STOJKO, D. S. SAIK, D. D. SUKHARYUK, L. A. TASENKEVICH. THE CARPATHIAN STATE RESERVE AND THE NECESSITY OF IMPROVEMENT OF ITS TERRITORIAL STRUCTURE

Приводятся сведения о территории, природных условиях, флоре и растительности Карпатского государственного заповедника (12 706 га), даны систематический и географический анализы флоры, включающей 47 общекарпатских эндемиков, охарактеризованы. основные растительные формации и субформации. Обосновывается необходимость расширения площади заповедника. Описаны ценные в биогеоценотическом отношении природные комплексы, которые рекомендуется включить в заповедный массив.

Находящийся на крайнем юго-западе СССР Карпатский государственный заповедник благодаря своему расположению в центральной части Европейской широколиственной области, экологическому разнообразию равнинных, горных, и высокогорных ландшафтов, обусловивших богатство и видовую гетерогенность их растительного и животного мира, является одним из наиболее оригинальных в биогеографическом отношении территориальных комплексов нашей страны.

Заповедник организован в 1968 г. Его площадь составляет 12 706 га, в том числе 12 023 га занимают леса, 319 — луга и 61 — водоемы.

Заповедник расположен на юго-западном мегасклоне Украинских Карпат, в пределах Закарпатской обл. и состоит из трех территориально обособленных, мало нарушенных антропогенным влиянием массивов — Черногорского, Угольско-Широколужанского и Хустского (рис. 1). Здесь хорошо выражены основные фитогеографические черты Карпат, представлены преобладающие фитоценотические комплексы, отражены их структура и закономерности формирования и высотного распределения.

Согласно геоморфологическому районированию, предложенному П. Н. Цисем (1962) Черногорский массив расположен в районе альпийского и среднегорного рельефа горных групп Свидовца и Черногоры Полонинско-Черногорской геоморфологической области. Угольско-Широколужанский массив находится в районе средневысотного нагорного рельефа Полонинского хребта и скалистых гряд этой же области. Небольшой Хустский массив расположен в районе Хустско-Солотвинской котловины, относящейся к области Вулканических Карпат и межгорных котловин.

Согласно геоботаническому районированию Закарпатской обл. (Стойко, 1981), Черногорский заповедный массив находится в округе еловых горнокарпатских лесов в районе Черногорско-Мармарошских лесов, Угольско-Широколужанский массив — в округе буковых лесов и районе буковых лесов южных мегасклонов Полонинского хребта, а Хустский — в округе грабово-дубовых лесов из дуба черешчатого.

Черногорский массив, полностью входящий в одноименное заповедное лесничество расположен в центральной части горного хребта Черногора в пределах 850—1500 м над ур. м. на площади 2100 га. К верхней границе лесничества

Рис. 1. Схематическая карта Карпатского государственного заповедника.

Участки территории заповедника: *1* — Черногорский, *2* — Угольский, *3* — Широколужанский, *4* — Долина нарциссов; участки, проектируемые к заповеданию: *5* — Широколужанский, *6* — Свидовецкий, *7* — Мармарошский, *8* — Говерлянский.




прилегает охранная зона, находящаяся в субальпийском и альпийском поясах, на территории которой находится наивысшая точка Украины — гора Говерла (2061 м). В современном геоморфологическом строении этого горного массива можно выделить разновозрастные морфогенетические комплексы рельефа, сформировавшиеся в течение миоцена-голоцена. В субальпийском и альпийском поясах хорошо выражены следы последнего оледенения в виде каров, моренных отложений и других образований, где сохранились редкие представители аркто-альпийской флоры. Массив сложен преимущественно осадочными породами мелового и палеогенового флиша, представленного черногорской, яловецкой, шипотской и свидовецкой свитами.

Климат Черногорского массива по сравнению с другими районами Карпат наиболее суровый. Это — зона прохладной, умеренно холодной и холодной температур, что способствовало формированию здесь горно-таежного и горно-тундрового типов растительности. По данным метеостанции Пожижевская (1429 м), среднегодовая температура воздуха составляет 3°, самого холодного месяца (февраля) —7° и самого теплого (июля) — 11.4 °С. Среднегодовое количество осадков 1465 мм. Благодаря их обилию хорошо развита гидрологическая сеть. Здесь берет начало р. Белая Тиса.

Почвенный покров Черногорского массива разнообразен. Под буковыми лесами распространены светло-бурые, а под хвойными — бурые и темно-бурые горно-лесные суглинистые и среднесуглинистые почвы. Выше 1300 м над ур. м. встречаются в основном темно-бурые горно-лесные среднесуглинистые почвы с признаками оподзоливания. В высокогорной части под сосновым и можжевельниковым криволесьем распространены лугово-горнолесные оподзоленные маломощные сильноскелетные и каменистые почвы, а на лугах субальпийского и альпийского поясов преобладают горно-луговобуроземные маломощные почвы. Изредка встречаются торфянисто-горноподзолистые, иловато-болотные и торфянистые почвы (Стойко и др., 1982).

Флора Черногорского лесничества и его охранной зоны включает 678 видов высших споровых и сосудистых растений. В ней преобладают представители отдела *Magnoliophyta*, к которому относятся 643 вида, или 94.8 % флоры. Отдел *Lycopodiophyta* представлен всего 5 видами, *Equisetophyta* — 5, *Polypodiophyta* — 21 и *Pinophyta* — 4, или соответственно — 0.7, 0.7, 3.2 и 0.6 % флоры.

По числу видов наиболее многочисленными семействами являются *Asteraceae* — 101 вид, *Poaceae* — 67, *Cyperaceae* — 36, *Ranunculaceae* — 32, *Rosaceae* — 32, *Scrophulariaceae* — 30, *Caryophyllaceae* — 22, *Apiaceae* — 20, *Lamiaceae* — 20, *Fabaceae* — 18, *Salicaceae* — 13.

В географической структуре флоры Черногорского массива выделены 7 зональных элементов: альпийский, включающий 50 видов (7.4 % флоры), аркто-альпийский — 47 (6.9), монтанный — 195 (28.8), бореальный — 181 (26.7), неморальный — 180 (26.6), аридный — 4 (0.6) и полизональный — 21 (3.0).

Во флоре Черногорского массива заповедника насчитывается 46 карпатских эндемиков. Наиболее редкие из них — *Achillea schurii* Sch. Bip., *Aconitum jacquinii* Reichenb., *Festuca porcii* Hack., *Gentiana laciniata* Kit. ex Kanitz,

*Salix retusa* L. и др. Кроме того, большое число редких, эндемичных и реликтовых видов, среди которых много уникальных для Украинских Карпат, произрастает в охранной зоне заповедника, т. е. в субальпийском и альпийском поясах, — *Anemonastrum narcissiflorum* (L.) Holub, *Campanula alpina* Jacq., *Crocus heuffelianus* Herb., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, *Gentiana acaulis* L., *G. lutea* L., *G. punctata* L., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Rhodiola rosea* L., *Salix hastata* L., *S. herbacea* L., *Swertia alpestris* Baumg. и др.

Преобладающим типом растительности Черногорского заповедного комплекса являются леса. Они занимают площадь 2020 га, или 96.1 % территории лесничества. Больше половины площади лесов являются коренными. Отдельные деревья пихты и ели достигают высоты 45 и толщины до 1.5 м. Запас древостоев — 1000 $м^3$ и больше.

Наиболее распространенной лесной формацией является Piceeta abietis, которая объединяет сообщества субформаций Abieto—Fageto—Piceetum, Abieto—Piceetum, Fageto—Piceetum и Piceetum abietis. Довольно обширную территорию занимают леса формации Fageta sylvaticae. Они представлены субформациями чистых и смешанных бучин — Fagetum sylvaticum, Piceeto—Fagetum, Piceeto—Abieto—Fagetum. Леса формации пихты белой встречаются очень редко и представлены субформацией Fageto—Piceeto—Abietum. В урочищах Билый и Рогнеска на каменистых буроземных почвах сформированы леса Fageto—Aceretum pseudoplatanae и Aceretum pseudoplatanae. На террасах горных потоков важное защитное значение имеют ольшаники Alneta incanae.

Смешанные хвойно-буковые и буково-хвойные леса распространены в основном в нижней части лесничества. Примерно с высоты 1300 м господствующее положение занимают чистые ельники (рис. 2).

В лесных фитоценозах массива встречаются такие редкие растения, как *Atragene alpina* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Galanthus nivalis* L., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Ranunculus carpaticus* Herbich и др.

На высоте 1550—1650 м над ур. м. лесной пояс сменяется субальпийским, в котором значительную часть занимают формации Mugeta, Duschekieta viridis и Junipereta sibiricae. Кустарничковая и травянистая растительность субальпийского пояса представлена в основном формациями Calamagrostideta villosae, Deschampsieta caespitosae, Nardeta strictae, Rhodoreta myrtifolii, Myrtilleta и Uligineta (рис. 3).

В альпийском поясе доминирующими формациями являются Cariceta sempervirentis, C. curvulae и Junceta trifidi.

Угольско-Широколужанский буковый массив площадью 10 350 га расположен в центральной части Украинских Карпат на южных и юго-восточных макросклонах хр. Красна в пределах 400—1350 м над ур. м.

Выше верхней границы леса, образованной буком, распространены субальпийские луга — полонины, которые, к сожалению, в состав заповедника не входят. Массив сложен в основном меловыми отложениями, среди которых встречаются выходы кристаллических песчаников, алевролитов, диабазов и мергелей. Он включает Угольское (4734 га) и Широколужанское (5616 га) лесничества. Климат в нижней части умеренный гумидный, а выше — прохладный гумидный. По данным метеопоста Уголек (445 м), средняя годовая температура воздуха составляет 7.3 °, температура января —5.0 °, июля — 16.7 °С. За период 1976—1983 гг. в среднем за год выпало 1448 мм осадков. Территория участка сильно изрезана ручьями и небольшими речками, относящимися к бассейну р. Тисы.

Преобладающими являются буроземные почвы со слабой дифференциацией на генетические горизонты и значительной скелетностью. В нижней части заповедного комплекса распространены мощные и среднемощные, а у верхней его границы — маломощные почвы.

Флора Угольско-Широколужанского массива насчитывает 558 видов. Из них к отделу *Magnoliophyta* относятся 519 видов, *Lycopodiophyta* — 3, *Equisetophyta* — 6, *Polypodiophyta* — 25 и *Pinophyta* — 5, или соответственно 93.0, 0.5, 1.1, 4.5 и 0.9 % флоры.

Рис. 2. Верхняя граница еловых лесов (1600 м) в Черногоре.
На заднем плане гора Пьетрос (2020 м).



Рис. 3. Формация карпато-балканского эндемика рододендрона восточнокарпатского (Rhodoreta myrtifolii) в Черногорском заповедном массиве.

Наибольшими по числу видов семействами являются *Asteraceae* — 67 видов, *Poaceae* — 47, *Rosaceae* — 27, *Lamiaceae* — 20, *Caryophyllaceae* — 18, *Orchidaceae* — 17, *Brassicaceae* — 15, *Apiaceae* — 15, *Cyperaceae* — 13, *Liliaceae* — 13, *Campanulaceae* — 10.

Географический спектр флоры слагают представители 7 зональных элементов, причем в составе альпийского элемента насчитывается 11 видов (20 % флоры), аркто-альпийского — 9 (1.6), монтанного — 60 (10.8), бореального — 166 (29.8), неморального — 249 (44.6), аридного — 27 (4.8) и полизонального — 36 (6.6).

Основной тип растительности массива — леса. Лесопокрытая площадь составляет 10 023 га, или 95.8 % территории массива.

Доминирующей формацией является Fageta sylvaticae. Природные сообщества с преобладанием бука занимают площадь 9806 га, из которых 8527 га — коренные (89 %).

Формация бучин представлена субформациями Acereto pseudoplatani—Fagetum, Abieto—Fagetum, Abieto—Piceeto—Fagetum, Carpineto—Fagetum, Fagetum sylvaticum, Querceto petraeae—Fagetum sylvaticum.

Преобладающими ассоциациями являются Fagetum asperulosum, F. athyriosum, F. dentariosum, F. rubosum hirtae, F. symphytoso-mercurialidosum. В пределах формации Fageta sylvaticae имеются такие редкие ассоциации, как Fagetum lunariosum, F. melicosum uniflorae, F. scolopendriosum, F. taxoso—hederosum, F. taxoso—sesleriosum и др.

Фрагментарно по территории массива встречаются участки лесов формаций Acereta pseudoplatanae, Alneta incanae, Betuleta pendulae, Fraxineta excelsioris.

Под особой охраной находятся реликтовые формации Abieta albae, Piceeta abietis и Querceta petraeae (ассоциации Quercetum petraeae luzulosum luzuloidis, Fageto—Quercetum petraeae dentariosum), сохранившиеся с раннего и среднего голоцена.

В Угольском лесничестве имеется единственное в Карпатах местонахождение сообщества Fageto—Tilietumpla typhyllae sesleriosum heuflerianae.

На выходах известняков отмечены многие редкие виды. Здесь расположен второй по площади в Украинских Карпатах участок с зарослями *Taxus baccata* L. и единственное на западе Украины местопроизрастание *Juniperus sabina* L. К известняковой гряде приурочены такие редкие растения, как *Acinos alpinus* (L.) Moench, *Atragene alpina* L., *Campanula carpatica* Jacq., *Coronilla elegans* Panč., *Cortusa matthioli* L., *Galium transcarpaticum* Stojko et Tasenkevitsch, *Helianthemum grandiflorum* (Lam.) DC. subsp. *glaucescens* (Murb.) Holub, *Melica transsilvanica* Schur, *Sedum hispanicum* L., *Sempervivum montanum* L., *Seseli libanotis* (L.) Koch, *Veronica austriaca* L. и др.

На территории массива спорадически встречаются *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Arnica montana* L., *Arum alpinum* Schott et Kotschy, *Atropa belladonna* L., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *C. longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich., *Crocus heuffelianus* Herb. (рис. 4), *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *D. majalis* (Reichenb.) P. F. Hunt et Summerhayes, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Erythronium dens-canis* L., *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum* L., *Lilium martagon* L., *Lunaria rediviva* L., *Scopolia carniolica* Jacq., *Traunsteinera globosa* (L.) Reichenb. и др.

Хустский участок заповедника с 1980 г. включает резерват «Долина нарциссов» площадью 256 га.

Участок ровный, расположен в пределах 180—200 м над ур. м. Среднегодовая температура воздуха 8.7°, температура самого холодного месяца (января) —4.8 °, самого теплого (июля) — 20.3 °С. Количество осадков — 1027 мм в год. Почвы дерново-глеевые средне- и тяжелосуглинистые на аллювиальных отложениях.

Флора заповедного участка насчитывает 187 видов. По видовому составу наиболее многочисленными семействами являются *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*.

В заповедном урочище на площади около 30 га сохранился с последледнико-

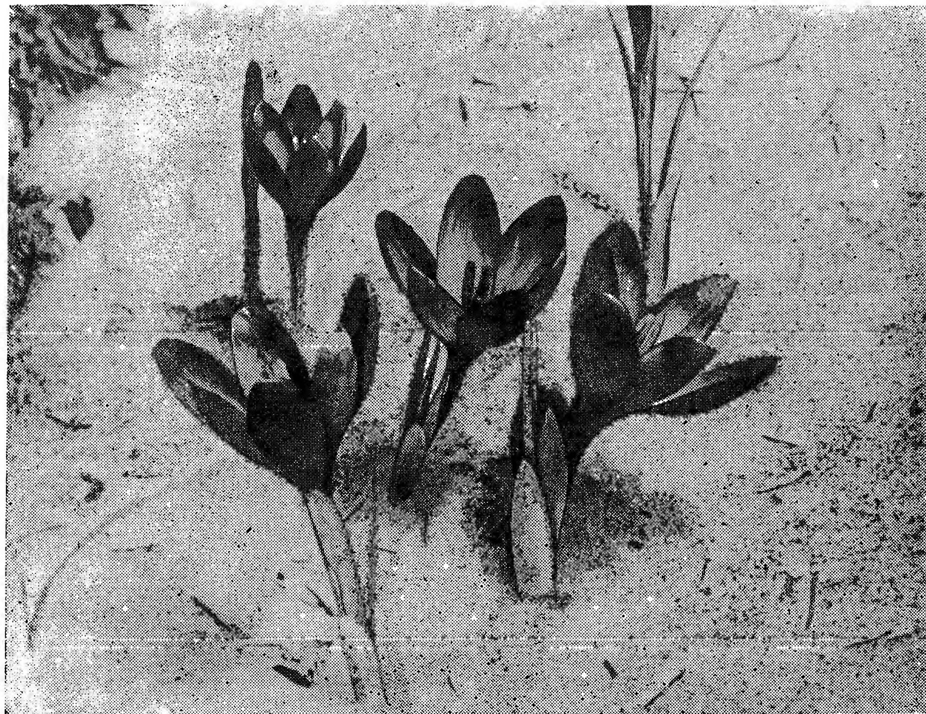


Рис. 4. Шафран Гейфеля *Crocus heuffelianus* в Угольском заповедном массиве.

вого периода уникальный для флоры СССР горный центрально-европейский вид *Narcissus angustifolius* Curt. (рис. 5). Уникальность участка дополняют произрастающие здесь *Carex buxbaumii* Wahlenb., *C. praecox* Schreb. subsp. *curvata* (Knaf.) Kük., *Crocus heuffelianus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. majalis*, *Gladiolus imbricatus* L., *Helleborus purpurascens* W. K., *Iris sibirica* L., *Leucojum vernum*, *Orchis laxiflora* Lam. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó.

На территории заповедника охраняются более 50 видов растений и 25 видов животных, включенных в «Красную книгу СССР» (1978) и «Красную книгу Украинской ССР» («Червона книга. . .», 1980).

Коренные сообщества заповедника являются естественными моделями для лесного хозяйства и луговодства и могут служить эталонами при восстановлении нарушенных человеком экосистем Карпатского региона. Однако следует отметить, что в современных границах заповедник не является вполне биогеоценотически репрезентативным для Украинских Карпат, что снижает его научно-природоведческое и природоохранное значение. Для повышения такой репрезентативности, сохранения как раритетного, так и типичного для Украинских Карпат биогенофонда, обеспечения нормального функционирования горных экосистем и развития фитоценотических комплексов необходимо улучшение его территориальной структуры.

В настоящее время заповедник состоит из нескольких территориально разобщенных природных комплексов и не включает ландшафтов субальпийского и альпийского поясов, где сосредоточено основное число видов реликтовой и эндемичной флоры и фауны. Кроме того, пока не заповеданы многие характерные для Украинских Карпат и ценные в природоохранном отношении экосистемы.

Расширение территории заповедника необходимо провести в ближайшее время, поскольку возрастающее антропогенное влияние все ощутимее сказывается на количественных и качественных изменениях горных ландшафтов.

Имеются реальные возможности присоединить к Черногорскому заповедному лесничеству полонинские угодья охранной зоны на южных склонах вер-



Рис. 5. Резерват «Долина нарциссов» (*Narcissus angustifolius*) в окрестностях Хуста.

шин Говерла, Брецкул и Туркул площадью 951 га, а также урочища Рогнеска, Ланчинеска и Озирный Раховского лесокомбината площадью 1684 га.

Повышению биогеоценотической репрезентативности Черногорского массива заповедника способствовало бы включение в его состав урочища Кевелив (2061 га) Ясинянского лесокомбината, где сохранились уникальные сообщества неморального фитоценотического комплекса (Ulmeto—Acereto—Fagetum, Fageto—Aceretum pseudoplatanae и др.) с редкими представителями флоры Карпат.

К заповеднику целесообразно присоединить лесной заказник республиканского значения Квасный в Мармарошском кристаллическом массиве Карпат площадью 3294 га. Данный участок представляет собой особую ценность в геолого-геоморфологическом и ботанико-географическом отношениях. Здесь сохранились буково-хвойные девственные леса с редкими видами неморальной и бореальной флоры.

Поскольку в растительном покрове Карпатского заповедника не представлена формация дуба черешчатого, целесообразно включить в его состав республиканский заказник дубовых лесов Кузий (971 га), а также прилегающие к нему ценные массивы широколиственных лесов первой группы (3238 га) из Великобычковского и Раховского лесокомбинатов.

В настоящее время Угольское и Широколужанское заповедные лесничества территориально разобщены, поэтому присоединение к ним части территории Нересницкого лесничества Усть-Чернянского лесокомбината площадью 825 га позволит объединить оба массива в единый заповедный комплекс, площадь которого составит 11 175 га. Отметим, что это самый крупный в Европе фитоценотический комплекс климаксовых бучин.

Предлагаемое нами улучшение территориальной структуры Карпатского заповедника с целью повышения его биогеоценотической репрезентативности необходимо реализовать и потому, что в ближайшем будущем, согласно постановлению Президиума АН УССР, на его базе планируется организация международного биосферного заповедника (Ситник, Стойко, 1984). Включение в состав заповедника ценных в биогеографическом отношении природных территориальных комплексов позволит охватить экологическим мониторингом наиболее характерные для Украинских Карпат экосистемы в пределах всех высотных поясов — от грабово-дубовых лесов до альпийских лугов.

## ЛИТЕРАТУРА

*Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром., 1978. 460 с. — *Ситник К. М., Стойко С. М.* Наукові основи організації біосферних заповідників на Україні. — Вісн. Акад. наук УРСР, 1984, № 2, с. 80—86. — *Стойко С. М.* Рослинність. — В кн.: Природа Закарпатської області. Львов: Высшая школа, 1981, с. 88—101. — *Стойко С. М., Тасєнкевич Л. О., Мілкіна Л. І. и др.* Флора і рослинність Карпатського заповідника. Київ: Наук. думка, 1982. 218 с. — *Цись П. М.* Геоморфологія УРСР. Львов: Высшая школа, 1962. 223 с. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наук. думка, 1980. 498 с.

Львовское отделение
Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Карпатский государственный заповедник,
г. Рахов.

Получено 15 XI 1984.

---

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 631.175 (575.2)

**Л. П. Лебедева. Динамика и продуктивность субальпийских лугов северного макросклона Киргизского хребта.** — Фрунзе: Илим, 1984, 385 с. Т. 500. **Ц. 2р. 25 к.**

E. P. MATVEYEVA. *L. P. LEBEDEVA*. DYNAMICS AND PRODUCTIVITY OF SUBALPINE MEADOWS ON THE NORTHERN MACROSLOPE OF THE KIRGHIZ MOUNTAIN RANGE. 1984.

Монография состоит из «Введения», 5 глав, «Заключения», указателя латинских названий растений, литературы и приложения.

Во «Введении» (с. 3—6) сообщается об особенностях флоры и растительности Киргизии, обусловленных геологической историей Тянь-Шаня и климатической зональностью, а также длительным антропогенным воздействием, сократившим площадь природной растительности и снизившим продуктивность современных фитоценозов. Природные кормовые угодья занимают 8886.3 тыс. га, в том числе 3885.1 тыс. га летних пастбищ урожайностью от 5 до 20 ц/га (без указания — зеленой массы или в переводе на сено). Перед автором стояла задача фундаментального изучения экологических условий и растительности и на основе научных данных — разработки комплекса мер улучшения качества, повышения продуктивности и рационального использования кормовых угодий. С этой целью были проведены многолетние стационарные исследования в урочище Чон-Курчак, где изучали эколого-биологические особенности основных луговых растений в конкретных условиях обитания, сезонное развитие и погодичные флуктуации луговых фитоценозов, продуктивность сообществ в сезонной и погодичной динамике, направленность антропогенных смен луговой растительности для поддержания продуктивности на высоком уровне.

В главе I «Природные условия района исследований» (с. 7—47) охарактеризованы место стационара в урочище Чон-Курчак хр. Киргизский Ала-Тоо на высоте 2300—2400 м над ур. м., рельеф, почвы, климат (по литературным данным и собственным наблюдениям) на участках манжеткового и зопникового лугов. Приведены схематическая карта района исследований, 10 таблиц с почвенными показателями и климадиаграммы. Особенно большую ценность представляют последние и данные по влажности и химическому составу почв, раскрывающие специфику экологических условий стационарных участков за многие годы.

В начале главы II «Растительность района исследований» (с. 48—71) автор рассматривает историю изучения субальпийских лугов Киргизии от работ П. П. Семенова (1867) до наших дней, от флористических и ботанико-географических до стационарных исследований, обсуждает дискуссионный вопрос об установлении верхней границы леса и связанной с нею границы субальпийского пояса, нижней границей которого в Тянь-Шане большинство авторов считают верхний предел распространения ели таньшанской, к чему присоединяется и автор монографии. Характерным физиономическим признаком субальпийского пояса Северного Тянь-Шаня является наличие зарослей *Juniperus turkestanica*. Этот пояс располагается на высотах от 2400—2500 до 2800—3000 м над ур. м. (Рубцов, 1947). Большое внимание уделено типологии субальпийских лугов, к которым автор относит сообщества микротермных мезофитных и ксеромезофитных травянистых многолетних поликарпиков, большая часть которых зимует с розеточными вегетативными побегами. Рассматривая поясное распределение растительности и определяя место северного макросклона Киргизского хребта в системе ботанико-географического районирования, Л. П. Лебедева вслед

за Н. И. Рубцовым и А. Л. Тахтаджяном относит район исследования к системе провинций Центральноазиатской ботанико-географической подобласти. Подробно охарактеризованы основные ассоциации горных лугов и их приуроченность к определенным высотам, поясам и экспозициям склонов.

В главе III «Состав, строение и динамика субальпийских лугов» (с. 72—160) приведены средние показатели встречаемости и обилия видов манжеткового и зопникового лугов, рассмотрены эколого-биолого-морфологические особенности видов и состав жизненных форм; фенологическое развитие, кривые вегетации и цветения, смена аспектов в соответствии с гидротермическим режимом воздуха и почв, горизонтальное и вертикальное сложение травостоев. Автор выявила цикл развития побегов у 72 видов растений субальпийских лугов, а также биологические типы по характеру фенологического развития в годичном цикле. Все характеристики подкреплены показателями таблиц и рисунков.

В главе IV «Продуктивность манжетковых и зопниковых субальпийских лугов урочища Чон-Курчак» (с. 161—266) рассматривается биологическая продуктивность, впервые изученная укосным и статистическим методами на субальпийских лугах северного Тянь-Шаня. Одновременно учитывали и хозяйственный урожай. Большое внимание было уделено определению химических веществ, обеспечивающих кормовую ценность травостоев и подземных органов, составляющих основную массу опада, возвращающего в почву использованные растениями питательные вещества. Для манжетки установлен азотно-кремниевый, а для зопника — кальциево-кремниевый обмен веществ. Тип биологического круговорота манжеткового и зопникового травостоев определен как среднепродуктивный — 32.0 и 33.3 т/га и среднезольный — 5.2 и 5.6 % веществ на 100 г опада.

Проведя огромную работу по изучению природных экологических условий и развития растений и растительных сообществ субальпийских лугов урочища Чон-Курчак и сопоставив их с другими регионами и типами лугов, в главе V «Улучшение и рациональное использование лугов» (с. 267—317) автор поставила задачу найти пути улучшения их качества и продуктивности. Опыты со средними нормами удобрений дали положительные результаты. Резко снизилась доля плохо поедаемого разнотравья, особенно манжетки и зопника, обилие ценных кормовых злаков — ежи сборной, лисохвоста лугового и других увеличилось до их доминирования, изменилась структура травостоев в надземной и подземной сферах. Продуктивность травостоев возросла в 1.5—2 раза. Улучшились химический состав и питательность травостоя. Все сказанное подтверждено многочисленными показателями таблиц и рисунков.

Заповедывание в течение 14 лет мало повлияло на состав и структуру исходных травостоев: обилие манжетки и зопника стало выше, а злаков — ниже. Многолетние опыты и наблюдения позволили разработать научно обоснованные рекомендации по улучшению качества и продуктивности лугов изученного типа. Рекомендации проверены в производственных условиях и широко применяются в хозяйствах региона исследований.

В «Заключении» (с. 318—327) основные результаты многолетних стационарных исследований обобщены с учетом литературных данных.

В «Приложении» даны рисунки растений на контрольных и удобренных делянках, которые наглядно показывают увеличение размеров листьев, генеративных побегов и растений в целом в опытах.

Заканчивая рассмотрение рецензируемой монографии, нельзя не отметить разнообразие опытов и наблюдений, проведенных автором за 15 лет стационарных исследований в урочище Чон-Курчак. Все полученные результаты сравнимы с литературными данными. Изученные объекты сопоставлены со сходными луговыми сообществами разных регионов страны, и особенно Средней Азии и гор Киргизии.

Впервые выявлены состав, сложение и строение субальпийских лугов северного макросклона Киргизского Ала-Тоо, жизненные формы и феноритмотипы, частное и общее проективное покрытие, особенности вегетации и цветения, смена аспектов по сезонам, ход накопления надземной фитомассы в сезонной и погодичной динамике, общий запас зеленой и мертвой массы высших сосудистых растений. Показаны особенности малого биологического круговорота азота и

зольных веществ — основных элементов питания растений, их вынос и поступление в почву с опадом. Получены первые данные о темпах восстановления коренных фитоценозов при сокращении антропогенного воздействия.

На основе глубоких 15-летних исследований автор разработала научно обоснованные рекомендации по повышению качества, продуктивности и рациональному использованию лугов изученного типа. Предложенные рекомендации проверены в производственных условиях в ряде районов республики.

Монография вносит много нового в познание закономерностей существования растительных сообществ гор северного макросклона Киргизского Ала-Тоо в их современном состоянии и в будущем при их рациональном использовании и улучшении с помощью удобрений.

В качестве замечания следует сказать, что результаты очень хороших детальных и многолетних исследований, полученных при изучении двух хотя и широко распространенных луговых сообществ, нельзя распространять на все субальпийские луга даже северного макросклона Киргизского Ала-Тоо. Изученные сообщества находятся у нижней границы современного субальпийского пояса (2300—2400 м над ур. м.) и антропогенно сниженного лесолугового пояса, где климатические и эдафические условия менее суровы, чем в средней и верхней полосах собственно субальпийского пояса. Манжетковые сообщества, широко распространенные в разных горных поясах, нельзя считать строго субальпийскими, так как они являются длительно производными вариантами пастбищной дигрессии.

Монография Л. П. Лебедевой вносит большой вклад в изучение луговой растительности гор Средней Азии.

*Е. П. Матвеева.*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 27 VIII 1984.

---

УДК 019.941.002.01 : 572 : 581.9 : 631.4

Бот. журн., т. 70, № 10

**Человек, растительность и почва** / Ред. Ю. А. Курвитс. — Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1983. 158 с. Т. 500. Ц. 1 р. 40 к.

B. M. MIRKIN. N. M. MUST. (*A REVIEW*). MAN, VEGETATION AND SOIL. 1983.

Усиление во второй половине XX столетия влияния антропогенного пресса на растительность явилось мощным стимулом развития науки о ее динамике. В недавно опубликованном обзоре по этой проблеме (Миркин, 1984) говорилось о так называемом динамическом буме в фитоценологии, проявившемся в резком увеличении числа публикаций и возросшем интересе к теоретическим аспектам проблемы. Рецензируемый сборник является еще одной иллюстрацией этого бума и включает статьи по самым актуальным вопросам динамики растительности.

Наряду с учеными из Института зоологии и ботаники АН ЭССР (Л. Р. Лаасимер, Х. А. Кралль, К. А. Каламеэс, Х. А. Мяэметс, И. П. Отт) в сборнике приняли участие исследователи из Таллинского ботанического сада АН ЭССР (Л. Л. Труус, Л. Н. Мартин, Э. М. Нильсон, Л. Р. Каннукене, К. Э. Тамм), Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации (Х. К. Ранд), Института геологии АН ЭССР (Т. Кофф, М. Илометс, Я.-М. Пуннинг), Эстонской сельскохозяйственной академии (Л. Ю. Рейнтам) и Института истории АН ЭССР (Т. Х. Моора).

Сборник свидетельствует о высоком уровне координации исследований в Эстонии по проблеме «Человек и биосфера». В него включены 10 статей, касающихся антропогенных аспектов динамики растительного покрова как в целом, так и его отдельных компонентов: микофлоры, бриофлоры, лихенофлоры.

Рассмотрим эти статьи, останавливаясь более подробно на тех из них, в которых обсуждаются общетеоретические и методические вопросы.

В первой статье «Об истории антропогенных растительных сообществ на территории Эстонии» (с. 5—22), написанной Лаасимер, таких вопросов особенно много. Автор начинает статью с характеристики современного состояния растительности Эстонии и показывает, что свыше 50 % территории республики приходится на сельскохозяйственные угодья и «полуприродные луга». Остальная часть территории также активно используется человеком, и потому «. . .в Эстонии почти не осталось ни одного растительного сообщества (экосистемы), на которое в какой-то мере не оказала бы влияние деятельность человека» (с. 5).

Далее автор останавливается на палинологическом методе как основном для непосредственного изучения истории растительности. Однако при формальном использовании споро-пыльцевого анализа возможно получение очень неполной и даже ошибочной информации.

Лаасимер совершенно правильно подчеркивает роль травянистых растений как индикаторов экологических условий: «Продолжительность жизни травянистых растений короче, чем древесных, они чувствительнее и быстрее реагируют на изменения в среде, зачастую вызванные деятельностью человека» (с. 6). Однако пыльца травянистых растений изучена хуже, чем пыльца деревьев; впрочем данных о сравнительной продукции пыльцы разных деревьев также немного. При корректировке пыльцевых спектров, кроме продукции пыльцы, необходимо учитывать размер пыльцевых зерен и их аэродинамические характеристики, определяющие дальность распространения. Важную роль играет и фактор периодичности цветения. Резко снижена потенциальная возможность накопления пыльцы у насекомоопыляемых видов растений, таких как липа, ивы, клен.

Этот интереснейший обзор источников ошибок в интерпретации пыльцевых спектров Лаасимер заканчивает фразой: «Во всяком случае следует пыльцевую диаграмму перевести на язык растительности» (с. 9).

При корректировке пыльцевых диаграмм автор считает очень важным использование субфоссильных растительных остатков (древесина, кора, ветки, почки, участки эпидермы и перидермы, плоды, семена и т. д.), которые часто более информативны, чем пыльца, так как позволяют определить не только роды, но и виды растений.

Далее обсуждаются конкретные вопросы динамики растительности, и Лаасимер формулирует три очень важных положения.

1. Еловые леса Эстонии вторичны и сменили широколиственные вследствие влияния системы подсечного земледелия, которая способствовала развитию процессов подзолообразования и соответственно обеднения почвы. Таким образом, включение территории Эстонии в таежную зону весьма условно, эта вторичность таежных лесов при районировании не была учтена.

2. Альварные луга являются вторичными и сформировались в результате исчезновения особых типов альварных широколиственных лесов под влиянием выпаса.

3. Появление дюнных лишайниковых сосняков также связано с влиянием антропогенных факторов и пожаров. Первичными для этого типа местообитаний Лаасимер считает брусничные сосняки с *Empetrum nigrum* и даже широколиственно-хвойные леса.

Открывающая сборник статья, написанная представителем старшего поколения эстонской фитоценологической школы, созданной Т. Липпмаа, безусловно, является наиболее интересной и во многом определяет высокий научный уровень всей книги.

Х. А. Краллъ и Х. К. Ранд в статье «О стратегии выживания видов растений в антропогенных луговых сообществах» (с. 26—35) поставили задачу обсуждения другого современного аспекта фитоценологии — роли различий стратегий растений в определении характера сукцессии. К сожалению, эта статья отличается в целом поверхностным подходом. Рассматривая три первичных типа стратегии Грайма (K, R, S), авторы не касаются столь важного для концепции стратегий жизни положения о вторичных стратегиях и об их пластичности (подробнее см.: Миркин, 1983). Между тем приведенные примеры доминантов

сеяных лугов (*Dactylis glomerata* и др.) как раз представляют, согласно Грайму, группу KRS, но при удобрении за счет пластичности растений происходит усиление свойства K. Авторы оперируют системой классов Браун-Бланке для синантропной растительности (указывают Chenopodietea, Secalietea, Artemisietea vulgaris, Agropyretea repentis, Plantaginetea majoris, Bidentetea tripartiti), что в целом вполне оправданно. Однако, учитывая существование различий в объеме классов у разных авторов, следовало бы их указывать. Это тем более необходимо, когда обсуждаются такие порядки, как Deschampsietalia caespitosa (используется крайне редко!) или Nardetalia (разные авторы относят его то к Molinio-Arrhenatheretea, то к Nardo-Calunnetea). Кстати, к классу Plantaginetea majoris относятся не только сообщества обочин дорог, как думают авторы, но и, скажем, все влажные пастбища с доминированием *Agrostis stolonizans* (см., например, Matuszkiewicz, 1981).

Интересно развиваемое Кралль и Ранд положение о снижении стабильности травосмесей при высоких нормах удобрений. Это положение высказывают многие исследователи, оно наводит на мысль, что в ряде случаев более высокий экономический эффект могут дать травосмеси продленного продуктивного долголетия на невысоких агрофонах.

Сообщение Л. Л. Трууса «Влияние вытаптывания на растительность полуестественных лугов» (с. 36—47) содержит описание достаточно распространенных в современной фитоценологии экспериментов по выяснению влияния на травостой нормированной нагрузки вытаптывания. На одном участке в течение 40 дней искусственно создавалось несколько режимов вытаптывания, соответствовавших 4.44, 1.11 и 0.28 чел.-ч в год на 1 м² постоянно (ежедневно), и нагрузка, соответствующая второму варианту, но с иным ритмом воздействия: после двух дней интенсивного вытаптывания растительность получала пятидневный отдых. Для сопоставления влияния вытаптывания использовался контроль — участок растительности, изолированный от вытаптывания. На втором участке влияние вытаптывания учитывалось на трансектах, проведенных перпендикулярно тропе на одном из альваров.

Безупречные в отношении методики эксперименты позволили показать закономерности сукцессии ретрогрессии растительности — снижение общего проективного покрытия травостоев, выпадение неустойчивых к вытаптыванию видов, усиление толерантности к этому фактору сохраняющихся видов растений.

В трех статьях — К. А. Каламеэс («Влияние деятельности человека на состав грибного покрова в экосистемах», с. 48—61), Л. Н. Мартин, Э. М. Нильсон («Распространение эпифитных лишайников в городе Кохтла-Ярве», с. 62—80), Л. Р. Каннукене, К. Э. Тамм («Обзор бриофлоры парков Кохтла-Ярвеского промышленного района», с. 81—97) [1] — рассматривается влияние антропогенных факторов на споровые компоненты экосистем.

В первой статье анализируется состав микофлоры вырубок, осушенных болот, гарей, пастбищ, сенокосов, песков, рудеральных местообитаний, культурных сообществ (кладбища, поля, сады, парки, аллеи, газоны, культурные луга). Во второй — показаны изменения лихенофлоры под влиянием экстремальных условий местообитания, которые формируются при промышленных загрязнениях атмосферы. Влияние антропогенного фактора анализировалось на большом фактическом материале — были изучены 1166 образцов, представлявших 72 вида лишайников, собранных с 252 стволов деревьев. Работа является бесспорным вкладом в лихено-индикационное направление, которое успешно развивается в Эстонии благодаря Х. Х. Трассу. В третьей статье приведен список 107 видов мхов, показана их дифференциация по традиционным для бриологов основным местообитаниям — кора деревьев, гниющая древесина, камни (песчаник, известняк), почва.

Статья Х. А. Мяэметс «Палинологические и радиоуглеродные данные о послеледниковой истории Хааньяской возвышенности (ЭССР)» (с. 98—111) своим содержанием продолжает обсуждение поднятых Лаасимер проблем изуче-

[1] В Содержании неверно дана фамилия автора: вместо Каннукене напечатано Каннуке; слово «бриофлора» заменено словом «биофлора».

ния истории растительности палинологическими методами. Палинодиаграммы построены для трех болот — верхового, низинного и переходного. Указанная Лаасимер вторичность еловых лесов как следствие подсечной системы земледелия на приводимых диаграммах проявляется достаточно ярко, хотя автор относится к полученным данным весьма осторожно и пишет в заключение статьи: «Продолжение изучения региона позволит установить отношение между локальными и региональными изменениями в палиноспектрах» (с. 107).

И. П. Отт в статье «Доминанты фитопланктона в озерных системах Куртна и Юсси» (с. 112—124) приводит данные по биомассе и видовому составу планктона. Установлена сукцессия фитопланктона в направлении эвтрофизации (возрастание доли хризофитовых и зеленых водорослей).

Т. Кофф, М. Илометс и Я.-М. Пуннинг в статье «О возможностях восстановления палеоклиматических изменений на основе изучения динамики развития растительности (на примере верхового болота Нигула, юго-западная Эстония)» (с. 125—144) также обсуждают возможности интерпретации спорово-пыльцевых диаграмм и общие тенденции изменения климата во второй половине Субатлантического периода. Авторы подчеркивают четкую зависимость эволюции растительности от развития физико-географических условий.

Сборник завершает статья Л. Ю. Рейнтама и Т. Х. Моора «О влиянии подсечного земледелия на свойства почв» (с. 145—153), подтверждающая на достаточно массовом материале высказанную Лаасимер мысль об отрицательном влиянии на почвы подсечной системы земледелия. Авторы показывают, что на первом этапе восстановительной сукцессии после выжигания леса происходит кратковременное улучшение агрохимических свойств почв: в верхнем слое дерново-подзолистых и псевдоподзолистых почв уменьшается кислотность, увеличиваются содержание обменных оснований и степень насыщенности основаниями. Однако при более длительном использовании основания из дерново-подзолистых почв выщелачиваются вообще, что и служит показателем прогрессирующего оподзоливания и создает предпосылки отмеченной Лаасимер смены широколиственных пород хвойными.

Общая оценка сборника может быть самой положительной, хотя его редактору может быть сделан ряд замечаний частного характера: не унифицирована форма списков литературы, в книге немало стилистических и языковых погрешностей.

ЛИТЕРАТУРА

*Миркин Б. М.* О типах эколого-ценотических стратегий у растений. — Журн. общ. биол., 1983, № 6, с. 603—613. — *Миркин Б. М.* Антропогенная динамика растительности. — Итоги науки и техники, сер. Ботаника, № 5. М.: Изд-во ВИНИТИ АН СССР, 1984, с. 139—235. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa: Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, 1981. 287 S.

*Б. М. Миркин, Н. М. Муст.*

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 10 VII 1984.

---

УДК 0.19.941.002.01 : 006.3 : 581.524 : 574.9 Бот. журн., т. 70, № 10

**Материалы III Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии** / Отв. ред. В.В.Туганаев. — Ижевск: Изд-во Удмурт. гос. ун-та. 1983.

L. G. NAUMOVA, F. M. KHANOV, Z. M. KHASANOVA. (*A REVIEW*). MATERIALS OF THE III ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF AGROPHYTOCOENOLOGY AND AGROBIOGEOCOENOLOGY. 1983

Рецензируемый сборник включает 23 статьи, в которых рассматриваются различные вопросы агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Кроме того, он содержит 6 статей по агрономическим вопросам, выходящим за рамки тематики сборника. Эти статьи в рецензии не рассматриваются, как и статья

А. А. Часовенной «Основные принципы формирования живой природы города — одна из важнейших проблем культурбиогеоценологии», интересная по содержанию, но представляющая иную, нежели агробиогеоценология, область знания. Статьи в сборнике расположены не совсем удачно, они не сгруппированы по общим проблемам, и потому мы будем рассматривать их содержание, не придерживаясь порядка расположения. Объединим их в следующие 4 раздела: общие вопросы и синсистематика агросообществ, сорняковедение, эколого-физиологические и биохимические вопросы взаимодействий растений в агросообществах, смешанные посевы многолетних и однолетних культур.

Первый раздел представлен пятью статьями. Его открывает (как и весь сборник) статья А. М. Гродзинского «Методологические проблемы агробиоценологии» (с. 4—12). По мнению Гродзинского одна из основных причин отставания практики от роста биологических знаний заключается в том, что понимание агрофитоценоза в нашей стране возникло путем механического переноса представлений из классической фитоценологии, в которой основное внимание уделяется именно эдификатору, т. е. доминанту сообщества. В естественном сообществе «. . .если даже эдификаторы не изменяют существенно условий окружающей среды, то они являются точными индикаторами этих условий. Между тем посев возникает не закономерно, а произвольно, в результате не всегда достаточно хорошо продуманной и научно обоснованной деятельности человека, но часто вопреки природному равновесию» (с. 5). Гродзинский выступает за понимание агрофитоценоза как всей совокупности растений, которые произрастают на определенном экологически однородном участке поля (и, естественно, сменяют друг друга в ходе севооборота). По его мнению ведущим фактором, предопределяющим состав культур и сорных видов, является не эдификатор, а эдафический комплекс факторов среды. Основную перспективу в агрофитоценологии Гродзинский видит в развитии биологического подхода к посеву, когда старые сорта заменяются новыми, более продуктивными и лучше соответствующими экологическим условиям. Эти новые сорта должны возделываться с учетом фитоценологических закономерностей сосуществования растений в агрофитоценозе. Только при таком подходе можно будет обеспечить постепенное уменьшение затрат энергии на производство удобрений и различных пестицидов при неуклонном повышении урожайности. В заключение этой интересной статьи Гродзинский приводит схему взаимодействия наук биологического цикла (включая сельскохозяйственные дисциплины) и рассматривает процесс познания и производства как цепь из звеньев описание—систематика—эксперимент—моделирование. Эта цепь прослежена на различных уровнях организации живого: от молекулярного до биосферного.

Общим вопросам посвящены и 2 статьи редактора сборника В. В. Туганаева «О сущности некоторых понятий агрофитоценологии» (с. 42—45) и «Парадигма современной геоботаники и теория агрофитоценологии» [1] (с. 38—42). Вторая статья написана совместно с Б. М. Миркиным. В этих статьях развивается положение Гродзинского о недопустимости механического переноса представлений, сформулированных для естественной растительности, на пашенные сообщества. Особое внимание уделено вопросам эволюции сорных компонентов, которые формировались независимо от культурных растений как виды, адаптированные к определенным эдафо-климатическим условиям и к определенным системам обработки почвы. Миркин и Туганаев пишут: «Каждый вид растения агроценоза адаптируется к факторам среды и эволюционно развивается специфически, по-своему, независимо от других. Лишь специализированные сорняки развиваются в направлении морфо-биологического и экологического уподобления культурным растениям. Но таких сорняков остается все меньше и меньше, так как ликвидация их оказалась делом несложным» (с. 42). В статье Туганаева на вопрос о возможности коадаптации культурных и сорных растений дается еще более категоричный ответ: «Никаких закономерных, эволюционно выработавшихся взаимосвязей между сорными растениями нет. Каждый вид сорного растения независимо от других может как «войти», так и «выйти» из агрофитоценозов» (с. 45).

[1] В тексте этой статьи содержится досадная опечатка, искажающая смысл: парадигма организмизма многократно названа парадигмой организма.

Иные принципы предлагает положить в основу систематики агрофитоценозов И. Х. Блюменталь («О систематике агрофитоценозов», с. 12—14). Они полностью противоположны взглядам Гродзинского, Миркина и Туганаева. Блюменталь применяет к агросообществам принципы, которые были предложены им ранее для классификации естественной растительности (кстати, неверные в основе, игнорирующие принципиальные различия систематики и синсистематики, см.: Миркин, 1984). Большое значение он придает синтаксону «формация», хотя Гродзинский прекрасно показал, что в настоящее время формации культурных растений имеют более или менее произвольные экологические ареалы, далеко не всегда соответствующие оптимальным для видов и сортов культурных растений условиям, а Туганаев и Миркин подчеркнули, что никакой сопряженной эволюции у сорных компонентов агросообществ с культурными доминантами нет. Блюменталь для подразделения предлагаемых им типов и подтипов растительности рекомендует критиковавшуюся в литературе (Минибаев и др., 1977) классификацию агросообществ Часовенной, которая подразделяет посевы на группы формаций зерновых, масличных, волокнистых и т. д. В целом статья Блюменталя является иллюстрацией парадигмы организмизма, на смену которой сегодня пришла новая, более соответствующая природе пашенной растительности парадигма континуума.

К. М. Рудаков («Об ассоциации Lactucetum tataricae сегетальной растительности Башкирского Зауралья», с. 82—84) описал одну ассоциацию сегетальной растительности в соответствии с общими установками направления Браун-Бланке. Жаль, что в статье приведена только синтетическая таблица и нет описаний конкретных сообществ. Из-за такого несоответствия «Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры» (Barkman e. a., 1976) описание ассоциации оказывается не валидным.

Проблемам сорняковедения посвящены 6 статей. Бесспорно, наиболее интересна из них статья Н. Е. Воробьева «Состояние и перспективы исследований сорных растений агрофитоценозов» (с. 14—19), в которой дана достаточно полная характеристика современного состояния изучения сорных растений и четко сформулированы задачи на будущее. Воробьевым приведены данные анализа литературы по сорнякам с 1974 по 1981 г. Из 8354 публикаций 85.3 % посвящены применению химических средств борьбы с сорняками и только 13 % составляют работы по биологии, районированию, экологии и другим биологическим вопросам. Чрезмерное использование гербицидов уже дало нежелательные последствия: «Недостаточный эколого-ценотический контроль за применением гербицидов привел к парадоксальному явлению, при котором наблюдается нарастающее снижение эффективности мер борьбы с сорняками, несмотря на то, что сельское хозяйство получает все новые препараты и технологии их использования» (с. 15). Нельзя не согласиться с автором в том, что роль гербицидов необходимо свести «. . . к „запалу в цепной реакции“, который лишь будет изменять характер взаимоотношений между культурными и сорными растениями, усиливая эдификаторную роль первых и ослабляя конкурентоспособность вторых» (с. 19).

Т. П. Ефимова («Динамика антропофильной флоры Удмуртии за последние 30 лет», с. 60—61) приводит интересные данные об изменениях состава сегетальной флоры за последние 30 лет. Новизной отличается статья Т. Н. Ульяновой «Сорно-полевая флора советского Дальнего Востока» (с. 90—95). Результаты изучения популяционного состава некоторых сорных видов содержатся в статьях М. Вит. Маркова («О путях приспособления однолетних сорных растений из семейства крестоцветных к произрастанию в агрофитоценозах», с. 68—73) и Т. Н. Добрецовой, А. С. Казанцевой и С. Н. Неуструевой («Состав ценопопуляций яровых сорняков и участие их в формировании посева озимой ржи», с. 49—53). Н. М. Ковриго («Пространственно-временная регуляция прорастания у семян сорных растений», с. 129—130) привела ценные данные по экологии прорастания семян некоторых сегетальных сорняков. Исследования этих авторов представляют те необходимые направления изучения сорных растений, которые, как показал Воробьев, в последние годы недооценивались сторонниками тотального использования гербицидов.

В разделе об эколого-физиологических и биохимических отношениях в агро-

сообществах две статьи — Э. А. Головко «Физиолого-биохимическое взаимодействие растений и почвенных микроорганизмов в агрофитоценозах лесостепи Украины» (с. 19—28) и Б. И. Якушева «Эколого-физиологические механизмы корневой конкуренции (выживаемости) растений в сообществах» (с. 46—49). В первой работе обсуждаются вопросы взаимоотношений высших растений в агросообществах, опосредованных через микроорганизмы, которые участвуют в разложении пожнивных остатков, во второй — описан перспективный показатель для оценки конкурентной способности растений — «потенциал выживаемости растений», который определяется как произведение сосущей силы корней на их удельную поглощающую поверхность.

Вопросы о смешанных посевах обсуждаются в шести работах. Наиболее интересна статья К. А. Куркина «Принципы конструирования высокопродуктивных луговых агрофитоценозов» (с. 29—38), в которой сформулированы принципы создания оптимизированных травосмесей с прогнозируемым продуктивным долголетием. Подробно рассматриваются основные варианты стабилизации продуктивности сообществ за счет флюктуационного замещения компонентов, разнопериодичности их роста, сукцессионного замещения, функционального дополнения.

В статье Миркина, Т. Г. Горской, С. И. Янтурина «Ценодиагностика в посевах многолетних трав» (с. 73—82) характеризуются методы оценки ценотического положения вида в травосмеси, эта оценка позволяет прогнозировать то продуктивное долголетие, о котором пишет Куркин. И. Н. Рахтеенко и Т. А. Будкевич («Особенности роста и питания многолетних трав в агрофитоценозах на дерново-подзолистых почвах», с. 134—140) приводят конкретные данные о влиянии экологических условий на ценотический режим в травосмесях и чистых посевах. И. К. Киршин и А. В. Мальцев («Динамика побегообразования овсяницы красной при посеве с разной шириной междурядий», с. 126—129) показали влияние ценотического режима на интенсивность побегообразования злаков. Д. С. Дзыбов («Основы создания поликомпонентных сенокосно-пастбищных фитоценозов — агростепей и агролугов», с. 53—59) привел данные о возможности создания поликомпонентных травяных сообществ путем мульчирования поверхности почвы сеном, скошенным в 3 срока в естественных сообществах. Преимущества смешанных посевов однолетних культур показаны В. В. Коломейченко («Некоторые особенности фотосинтетической деятельности в многокомпонентных агрофитоценозах», с. 62—65) и И. А. Кауровой и И. Ф. Минько («Структура и продуктивность агрофитоценозов люпина, пелюшки и овса в зависимости от площади питания», с. 121—125).

Отметим также интересные сообщения В. А. Тычинина («Этноботанические исследования в удмуртских сельских поселениях», с. 85—89) и Г. Г. Кузяхметова («Особенности структуры и динамики почвенных альгосинузий в чистых посевах и травосмесях», с. 65—68), которые по содержанию не входят в указанные в начале 4 рецензируемых тематических раздела сборника.

Общая оценка сборника высокая. Он хорошо отражает те значительные перемены, которые произошли в советской агрофитоценологии за последние годы и сделали эту науку и более глубокой в теоретическом плане, и точнее направленной на решение практических задач. Недостатком сборника является включение в него статей, которые, как отмечалось, не являются ни агрофитоценологическими, ни агробиогеоценологическими.

## ЛИТЕРАТУРА

*Минибаев Р. Г., Миркин Б. М., Уразметов Р. В., Ханов Ф. М. Рец.* А. А. Часовенная. Основы агрофитоценологии. 1975. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 124—127. — *Миркин Б. М.* Парадигмы в фитоценологии. — Журн. общ. биол., 1984, т. 44, № 6, с. 747—758. — *Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S.* Code of phytosociological nomenclature. — Vegetatio, 1976, vol. 32, N 3, p. 131—185.

*Л. Г. Наумова, Ф. М. Ханов, З. М. Хасанова.*

Башкирский государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 12 IX 1984.

# ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (477) 58 (208)

## УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО В 1984 г.

V. D. SAVITSKY. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY IN 1984.

В отчетном году украинские ботаники провели большую работу по популяризации ботанических знаний и достижений ботанической науки среди широких слоев населения. Главное внимание в их деятельности было направлено на решение фундаментальных теоретических проблем и задач прикладного характера, выдвинутых XXVI съездом КПСС и Продовольственной программой СССР. Видное место среди них начинают занимать дальнейшая углубленная разработка научных основ всестороннего и рационального использования растительных ресурсов, вопросы охраны растительного покрова Украины.

Основная работа Общества проводилась в соответствии с ранее утвержденным и опубликованным планом работы.

В Центральном (Киевском) отделении УБО заседания проводились в основном на секциях, несколько докладов было заслушано на общем собрании отделения. Докладчики сообщили об основных итогах научных командировок в зарубежные страны (Л. П. Приходькова и Д. А. Климчук — во Вьетнам, И. А. Дудка и С. П. Вассер — в Венгрию).

Секция флоры и растительности. Состоялись 9 заседаний секции, на которых обсуждены 18 докладов. Особый интерес вызвали 2 из них. Доктор Г. Локонте (США) изложил результаты исследований морфологии и географического распространения некоторых представителей семейства барбарисовых, обработанных с помощью кластерного анализа. С. С. Харкевич (ДВНЦ) в докладе «Ботанические исследования на Дальнем Востоке» сообщил о развитии учеными Приморского отделения ВБО основных ботанических проблем.

Члены секции прочитали 112 научно-популярных лекций и организовали несколько выступлений по республиканскому радио и телевидению.

На секции микологии и фитопатологии проведены 9 заседаний, заслушаны 18 докладов, отражающих разнообразные направления в изучении грибных организмов. В ряде докладов затронуты актуальные вопросы флористики и систематики грибов (Э. З. Коваль, И. Н. Скопина, Л. В. Рындина, Ю. Я. Тихоненко и др.). Результаты исследований микологических объектов с применением новейших методик изложены в докладах А. С. Бухало, Л. Ф. Горового, Н. Н. Ждановой и И. Н. Василевской. Проблемам использования грибов в народной медицине посвящено сообщение С. П. Вассера. Особое внимание на заседаниях секции уделялось исследованиям грибов, паразитирующих на важных сельскохозяйственных культурах (А. И. Парфенюк, О. И. Сингаевская). Рассматривались новые данные о съедобности некоторых видов шляпочных грибов (М. Я. Зерова). Отдельное заседание было посвящено проблемам культивирования ценного съедобного гриба *Pleurotus ostreatus* (Э. Ф. Соломко, И. А. Дудка, С. П. Вассер).

Секция экологии и охраны растительности провела 4 заседания, на которых заслушаны 8 докладов. Бо́льшая часть докладов связана с проблемами экологии и охраны различных типов фитоценозов (Ф. В. Вольвач, А. А. Лаптев, Д. Ф. Деркач, О. И. Нестерук). Определению степени осушенности болот посвящен доклад Л. С. Балашова и др. Вызвало интерес освещение вопросов влияния рекреационных нагрузок на свойства почв лесных биоценозов (Н. Д. Чорнай). Во время экспедиционных выездов члены секции проводили экскурсии, прочитали несколько научно-популярных лекций.

В секции альгологии на 9 заседаниях заслушаны 19 докладов и сообщений. Доклады были посвящены внутривидовой дифференциации *Cosmarium hornovanensis* (Г. М. Мордвинцева), развитию синезеленых и некоторых видов зеленых нитчатых водорослей в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС (Р. А. Калиниченко, В. П. Юнгер),

эдогониевых водорослей в болотных экосистемах правобережных районов Украинского Полесья (В. П. Юнгер), новым флористическим находкам хлорококовых водорослей в водоемах Украинского Полесья (П. М. Царенко), методам, применяемым при ценологическом изучении эпифитных водорослей (О. А. Кузько), микрофоссилиям верхнего протерозоя (Е. А. Асеева). Информационные сообщения, сделанные на заседании секции, касались вопросов палеоальгологических исследований на Украине (А. А. Ищенко) и в целом в СССР (Т. Ф. Возженникова). Членами секции прочитаны 26 научно-популярных лекций, а также лекций для студентов Киевского государственного университета.

Секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений провела 6 заседаний, на которых были заслушаны 6 докладов. Доложены результаты исследования ультраструктурной организации зрелого зародышевого мешка у *Epilobium hirsutum* и представителей рода *Lilium* (М. Н. Гвилава, Е. А. Кравец). Некоторые аспекты динамики накопления РНК в развивающихся пыльцевых зернах и физиолого-цитохимические основы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений рассмотрены в двух докладах О. А. Хведынич. Затронуты вопросы пространственной организации хромосом в редукционном делении у видов рода *Vicia* (А. Ф. Андрощук). Членами секции за отчетный период прочитан ряд научно-популярных лекций.

В секции физиологии растений проведены 5 заседаний, заслушаны 5 научных докладов. Среди них доклад французского исследователя П. Поле о коррелятивном взаимодействии фитогормонов при цветении растений. Рассмотрены проблемы транспорта веществ во флоэме (А. Ф. Терещенко), интеркалярного роста стебля кукурузы (Г. И. Мартын). Члены секции принимают активное участие в работе республиканских, союзных и международных конференций и симпозиумов. Прочитано более 200 научно-популярных лекций, проведено много экскурсий, подготовлено 12 выступлений по радио и телевидению.

Харьковское отделение. На 9 заседаниях заслушаны 25 научных докладов и сообщений по весьма разнообразной тематике. Большое внимание уделялось практическим вопросам, связанным с кормовой базой животноводства (Е. В. Шпорт, А. Г. Фурс, Д. И. Фурсов, А. Г. Сорока). Ряд докладов посвящен флоре и систематике водорослей и грибов (А. М. Матвиенко, Т. В. Догадина, В. Ф. Веретенникова, Л. И. Логвиненко). Обсуждались интересные результаты морфолого-анатомического (Н. М. Ткаченко с сотрудниками) и гистохимического (А. Г. Сербин с сотрудниками) изучения некоторых перспективных лекарственных растений. Ряд выступлений был посвящен ботанико-географической характеристике отдельных регионов нашей страны (Ю. Н. Прокудин, И. В. Друлева, Н. В. Проскурин, А. В. Захарченко) и зарубежных стран, таких как Австралия, Новая Зеландия. Члены Харьковского отделения провели большую научную и научно-популяризаторскую работу: прочитаны 1330 лекций, получены 8 авторских свидетельств на изобретения, проводились выступления в печати, по радио и телевидению.

В Донецком отделении проведены 12 заседаний, на которых заслушаны 24 научных доклада и сообщения. Среди них сообщения о вкладе ученых Донбасса в реализацию Продовольственной программы СССР, информация об исследованиях в УССР по проекту № 3 Международной программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (Е. Н. Кондратюк, А. А. Чернышев). Тематика научных докладов разнообразна. Большинство из них посвящено двум основным направлениям: всестороннему изучению естественных и интродуцированных представителей флоры Донбасса и разработке принципов озеленения промышленных регионов, охране редких фитоценозов. В отделении проведена большая научно-организационная работа: 14 конференций, симпозиумов, семинаров. Среди них координационное совещание по проекту ЮНЕСКО «Человек и биосфера», республиканское совещание по рекультивации земель, научно-практическая конференция «Молодые ученые и специалисты — охране природы Донбасса» и др. Кроме того, в 1984 г. организована новая Артемовская группа (куратор И. Л. Савицкий, 10 членов), которая провела 8 заседаний; заслушаны и обсуждены 9 научных сообщений. Донецкое отделение УБО в 1984 г. проводило широкую популяризаторскую работу. Опубликованы 53 научно-популярные статьи, прочитаны 670 лекций, дано свыше 1200 консультаций по различным вопросам ботаники, озеленения, рекультивации, проведены 1270 экскурсий, осуществлены 25 выступлений по радио и телевидению.

На 8 заседаниях Днепропетровского отделения заслушаны 10 докладов, в которых уделено внимание задачам охраны природы и окружающей среды в свете декабрьского (1983 г.) Пленума ЦК КПСС (А. П. Травлеев), организации ботанических заказников и памятников природы на территории Днепропетровской обл. (А. Г. Лындя). Проблемам создания устойчивых древесных насаждений на отвалах Западного Донбасса, садоводства в техногенном ландшафте и защиты агрофитоценозов от вредного воздействия

сорных растений были посвящены доклады В. Н. Зверковского, Н. Т. Масюк, А. Ф. Кулик. Результаты изучения естественной радиоактивности лекарственных растений рассмотрены в докладе В. В. Тарасова. Несколько докладов посвящено жизни и деятельности выдающихся исследователей — Л. Г. Раменского, Б. П. Соколова. Днепропетровское отделение принимало участие в организации и проведении Всесоюзного совещания по борьбе с эрозией почв и лесной рекультивации техногенных ландшафтов.

В Каменец-Подольском отделении проведены 5 заседаний. Рассмотрены перспективный план охраны Товтрового кряжа Хмельницкой обл. (М. А. Задорожный), состояние природоохранного режима заповедного фонда Хмельницкой обл. (С. И. Ковальчук); вопросы организации дендропарков и возможности их развития в области обсуждались в докладе А. Ф. Вараница. Заслушаны сообщения о запасах плодово-ягодных дикорастущих растений в некоторых районах Ровенской обл. (И. П. Зиль), о редких и исчезающих растениях Хмельницкой обл.

Собран и обработан материал для организации четырех новых заказников и памятников природы республиканского и местного значения. Члены отделения приняли участие в работе ряда научных конференций, на которых выступили с докладами. Должное внимание уделено пропаганде ботанических и природоохранных знаний. В периодических изданиях опубликовано более 50 статей и заметок.

Волынское отделение. Сделаны 23 доклада и сообщения, в их тематике преобладают вопросы изучения ресурсов лекарственных и дикорастущих плодово-ягодных растений области (В. К. Терлецкий, А. Б. Филипенко, Е. Ф. Черняк), охраны и рационального использования редких, исчезающих и хозяйственно ценных видов (В. Н. Охримович, Н. З. Романюк, П. Е. Глушко и др.). Для населения области прочитаны 54 научно-популярные лекции. Члены отделения выступали в прессе, по радио, принимали участие в озеленении ряда районов области.

В Ивано-Франковском отделении проведены 7 заседаний, на которых заслушаны 14 докладов и сообщений. В докладах освещены разнообразные аспекты охраны основных лесообразующих пород Украинских Карпат и повышения их продуктивности. Члены отделения читали научно-популярные лекции на производстве, в учреждениях, школах. Опубликовано около 40 научных и научно-популярных статей в различных изданиях, в том числе в районных и областных газетах, проведены 13 экскурсий, 4 выступления по радио и телевидению.

Полтавское отделение провело 7 заседаний, на которых заслушаны 10 докладов и сообщений, посвященных вопросам эмбриологии, фитофизиологии, дендрологии, цветоводства и охраны природы. С большим успехом прошла научная конференция на тему «Прикладная ботаника на службе „Продовольственной программы“». На ней были сделаны 6 докладов, которые вызвали большой интерес у слушателей. Организованно и содержательно прошла традиционная для Полтавского отделения выставка «Человек и природа—84». На ней были представлены оригинальные плакаты на природоохранные темы, более 75 фотографий и рисунков, посвященных растительному миру Полтавщины. Многие члены отделения приняли участие в организации выставки цветов и композиций, проходившей в Полтаве. Их работа была отмечена дипломами и призами. Результаты научных исследований полтавские ботаники изложили в 25 статьях, опубликованных в журналах, сборниках, издана монография, посвященная биологии и семеноводству люцерны (В. И. Жаринов). С целью популяризации ботанических и природоохранных знаний были организованы два выступления по областному радио, прочитано более 50 лекций, опубликованы 20 статей в газетах и журналах. Большая работа проводилась членами Полтавского отделения по строительству новых дендропарков в области.

Херсонское отделение. В отчетном году проведен цикл работ по изучению онтогенетической разнокачественности побега, онтогенеза и ритмики побегообразования (В. И. Тихонов, О. И. Литвиненко), анатомо-морфологической структуры видов родов *Potentilla* и *Delphinium* (Л. С. Кирилова, Н. Р. Павлова), влияния условий питания на морфогенез озимой пшеницы (С. С. Венгер). Исследовались систематика, флористика, экология мохообразных степной зоны (М. Ф. Бойко). Проведено предварительное изучение возможности выращивания в условиях юга Украины барвинка розового при однолетней культуре как источника алкалоидов (Н. В. Москов, Г. М. Симашкина). Получены обнадеживающие результаты в создании новых линий скороспелых сортов томатов (А. А. Губченко). Особое внимание уделялось научно-методической работе и пропаганде ботанических знаний в связи с реформой общеобразовательной и профессиональной школ: разработан новый вариант программы по спецкурсу «Лекарственные растения» (Н. В. Москов), опубликован ряд статей

по природоохранной тематике. Члены отделения выступали на страницах газет, по радио и телевидению, участвовали в реконструкции ботанического сада.

В Ужгородском отделении состоялись 8 заседаний, на которых прочитаны 12 докладов. Ряд докладов (В. Ю. Мандрыка, Ю. Ю. Петруса, М. М. Чубирко) посвящен эмбриологическому изучению представителей дикорастущей флоры. О мерах повышения продуктивности природных лугов, а также направленных на усиление защитных функций горных лесов доложили В. И. Комендар и С. С. Фодор. С целью пропаганды ботанических знаний, идей охраны и рационального использования природных ресурсов члены отделения регулярно выступали на страницах областной, районной и республиканской печати, по радио и телевидению. Всего за отчетный период опубликованы 26 научно-популярных статей, состоялись 7 выступлений по телевидению и радио.

На заседаниях Запорожской группы обсуждались вопросы охраны природы области, эмбриологического исследования семейства крестоцветных, фитохимии лекарственных растений из семейств губоцветных, астровых и других, альгофлоры Каховского водохранилища. Члены группы приняли участие в IV республиканском съезде фармацевтов УССР, в работе Всесоюзного симпозиума «Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений». Проведены 2 конференции по вопросам охраны природы. Исследованы запасы лекарственных растений, определены основные места их естественного произрастания. Оказана консультативная помощь школам и фармацевтическим училищам г. Запорожья по вопросам охраны природы, культивирования лекарственных растений. Для населения области прочитаны 142 лекции, проведено более 20 экскурсий.

В Сумской группе проведены 5 заседаний, заслушаны 10 сообщений. Тематика их касается вопросов изучения экологии, фитоценологии, микологии, агротехники и др. Членами группы опубликовано более 80 научно-популярных статей, заметок в районных, областных и республиканских газетах и журналах, подготовлены два сборника с очерками о природе Сумщины, проведены 10 выступлений по радио и телевидению, для населения области прочитано около 200 лекций.

На 8 заседаниях Тернопольской группы заслушаны и обсуждены 15 научных докладов: о влиянии микроэлементов на развитие овощных и кормовых растений (К. М. Векирчик); о морфогенезе *Carlina cirsioides* (Т. К. Зеленчук), видов родов *Populus*, *Salix* (М. Н. Барна); обсуждена проблема охраны растительности западного Подолья (С. В. Зелинка), вопросы формирования петрофильной растительности Кременецких гор и Тернопольского Приднестровья (В. О. Шиманская, И. А. Теребуха). Члены группы читали лекции в народном университете «Природа», организованном при областном обществе «Знание», проводили экскурсии для учителей и учеников области по изучению местной флоры.

В Белоцерковской группе на 4 заседаниях заслушаны 8 докладов, на которых обсуждались вопросы интродукции (Т. А. Остаплецкая), влияния лазерного облучения семян эспарцета на их рост и развитие (А. Д. Гудыма), влияния условий выращивания на динамику роста и анатомическое строение корнеплодов кормовой свеклы (Л. И. Онищенко), о редких и исчезающих растениях Белоцерковского р-на (Г. В. Кляшторная). Члены группы прочитали цикл лекций по биологии и охране природы, проведено более 100 экскурсий, опубликованы 6 заметок в газетах.

На заседаниях Уманской группы обсуждены 14 докладов, посвященных вопросам биохимии, физиологии и охране природы. С. М. Гедзь сделал доклад о влиянии комплексных стимуляторов роста на некоторые физиолого-биохимические показатели растений, об интегральных составляющих урожайности картофеля в производственных условиях. По природоохранной тематике были сделаны доклады: «О природоохранной работе, состояние и задачи», «Охрана памятников природы Черкасской области» и др. Прочитано более 100 лекций, разработан цикл лекций по экологии и охране природы, в котором принимают участие студенты старших курсов Педагогического института. За год студенты прочитали более 400 лекций. Члены группы принимали участие в работе съездов, конференций, симпозиумов.

В Мелитопольской группе прочитаны 8 докладов по вопросам физиологии культурных растений (П. А. Комарницкий, С. М. Казакова, С. С. Сизов), анатомии вегетативных органов кукурузы, груши (О. И. Коробко, Г. И. Черевко), изучались ксероморфные особенности семейства трутовиковых (Е. С. Овсянникова), динамика фитомикробентоса и фитопланктона Молочного лимана (Г. С. Скрипко). Членами группы опубликованы в республиканских и союзных изданиях 10 статей и тезисов, прочитано около 70 лекций.

Криворожская группа. На заседаниях в докладах освещены вопросы ценотической роли мохообразных в лесных фитоценозах степи (Н. В. Гаевая), особенности степных агроценозов, почвообразования на промышленных железорудных отвалах, становления

консорций в лесах промышленных зон (В. И. Шанда, И. А. Комисар, И. А. Добровольский). Члены группы выступали на страницах местной печати и радио по вопросам охраны природы и проблемам охраны окружающей среды в Криворожском бассейне.

В Кременецкой группе обсуждены доклады и сообщения по результатам интродукции экзотических растений (В. М. Черняк, Т. А. Чернова), о задачах сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений Кременецких гор (Е. П. Бурчинская), медоносных растений (К. В. Мушкевич). Члены группы систематически выступали со статьями в районной газете, сняли фильм об уникальном памятнике природы — Кременецких горах.

На заседаниях Нежинской группы заслушаны 7 сообщений. Среди них — о растительности р. Сейм и ее поймы (К. А. Семинихина), новых местонахождениях редких видов Черниговского Полесья (В. В. Курсон, В. С. Белокопытова), о фиксации атмосферного азота симбиотическими системами небобовых (Н. П. Туник). Прочитаны 119 лекций в народном университете «Природа» и на предприятиях города. Активная работа членов группы по пропаганде природоохранных и экологических знаний среди населения заслужила высокую оценку общественности города.

В Раховской группе заслушаны 6 научных докладов, в которых рассмотрены принципы и методы исследований по программе посистемного мониторинга, экологические особенности и видовой состав орхидных на территории Карпат (Д. Д. Сухарюк), вопросы организации фенологических наблюдений в горных условиях, экологической и биоморфологической характеристики тисса ягодного в урочище Кирешн (Л. Л. Захарчишин, Д. Д. Сухарюк). По природоохранной тематике прочитаны 25 лекций, опубликованы 7 статей в газетах.

В сообщениях, заслушаных на заседаниях Хомутовской группы, обсуждены современные проблемы сохранения и восстановления динамики развития дерновинных злаков в ассоциациях Хомутовской степи. Члены группы принимали участие в работе конференций, совещаний; разработаны рекомендации по улучшению природных пастбищ, прочитан ряд лекций по охране природы, проведены 376 экскурсий для советских и зарубежных посетителей заповедника.

1—2 III 1984 в Киеве состоялось Пленарное заседание Совета УБО. На нем были заслушаны и обсуждены доклады вице-президента УБО Ю. Р. Шеляг-Сосонко «Деятельность УБО в 1983 году», доклад члена ревизионной комиссии В. В. Протопоповой о результатах проверки научно-организационной и финансовой деятельности Общества. В принятой резолюции единогласно одобрены итоги деятельности УБО, отмечены отдельные недостатки, намечены пути их устранения и первоочередные задачи работы Общества. На заседании Совета УБО заслушаны 8 научных докладов, вызвавших большой интерес и оживленную дискуссию по затронутым проблемам: «Современные тенденции развития флористики» (Ю. Р. Шеляг-Сосонко), «Мировое состояние этномикологических исследований» (С. П. Вассер), «Организация роста и морфогенез растений» (О. Т. Демкив), «Некоторые проблемы систематики водорослей» (Н. П. Масюк), «О некоторых особенностях природоохранной работы в Полтавской области» (Р. В. Ганжа), «О целесообразности развития исследований в области этноботаники» (Б. В. Заверуха), «Применение методов количественной анатомии в исследованиях структуры вегетативных органов плодовых деревьев и винограда» (В. К. Тихомиров), «Эколого-физиологические аспекты температурных адаптаций лишайников» (О. Б. Блюм). Материалы Пленарного заседания опубликованы в виде отдельного сборника. Работа УБО освещалась также на страницах «Ботанического журнала» (№ 10, 1984 г.).

На протяжении года состоялись 2 заседания Президиума УБО, на которых решали организационные вопросы, был произведен прием новых членов Общества. Возобновлены в прошедшем году общие заседания Киевского отделения.

Президиумом УБО проводится работа по руководству деятельностью подразделений Общества, в том числе по устранению их финансовой задолженности по уплате членских взносов, по вовлечению новых членов. В 1984 г. в УБО принято 146 человек.

Члены УБО провели большую работу по популяризации достижений науки, пропаганде идей охраны растительного мира и рационального использования природных ресурсов. За отчетный период для населения республики прочитано более 5000 научно-популярных лекций, проведено около 500 экскурсий, опубликованы 1483 научно-популярных статьи, заметки, подготовлены и проведены 111 выступлений по радио и телевидению. В некоторых городах стали традиционными и популярными среди населения проводимые членами УБО выставки цветов и грибов.

Члены Общества внесли 15 предложений по внедрению результатов научно-исследовательских работ в практику. В Госкомитет по охране природы при СМ УССР, в Министерство сельского хозяйства СССР и в другие заинтересованные организации направлены предложе-

ния и рекомендации по вопросам, связанным с необходимостью создания новых заказников, по внедрению новых перспективных кормовых растений, по промышленному культивированию грибов, по борьбе с сорной растительностью и др.

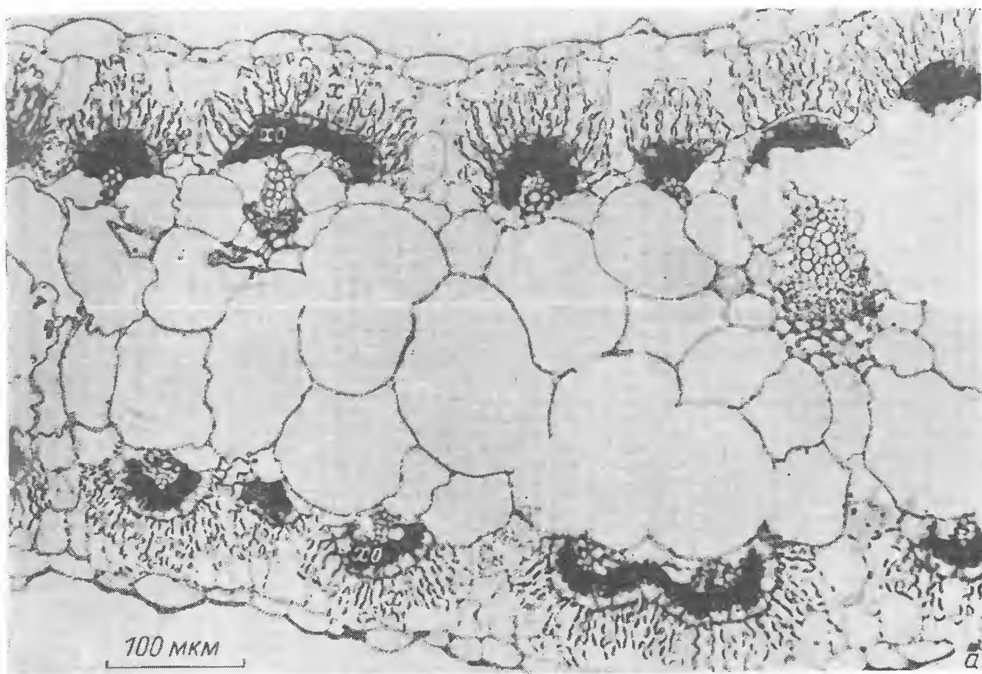
В соответствии с постановлением директивных органов и резолюции, принятой на Пленарном заседании Совета УБО, усилия украинских ботаников в отчетном году были направлены на расширение исследований в фундаментальных областях ботанической науки, особенно тех, которые способствуют успешному решению задач «Продовольственной программы СССР», и на активное распространение ботанических знаний среди населения республики.

*В. Д. Савицкий.*

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 XII 1984.

---







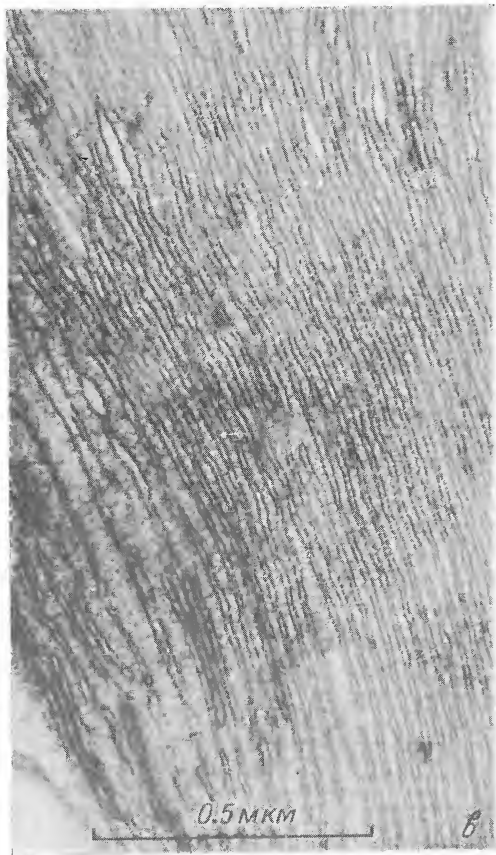
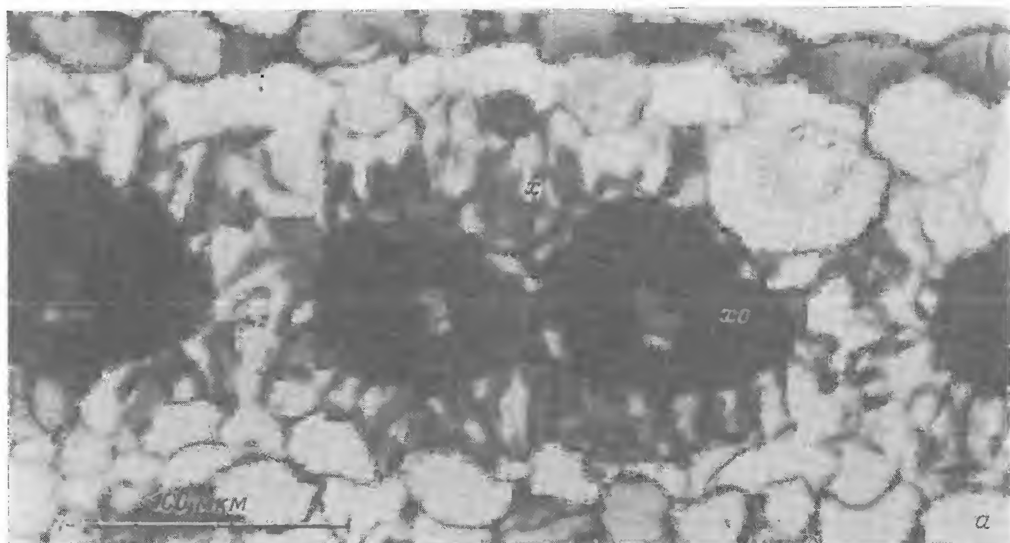



Таблица I. Кранц-анатомия кохиоидного типа с обычным вариантом дифференциации пластид, *Bassia hyssopifolia*.

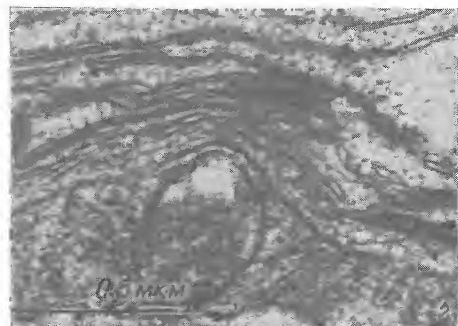
*а* — поперечный срез листа, *б* — гранальная тилакоидная система пластид хлоренхимы, *в* — агранальная тилакоидная система пластид обкладки. Здесь и в табл. II—IV: *х* — хлоренхима, *хо* — хлоренхимная обкладка.









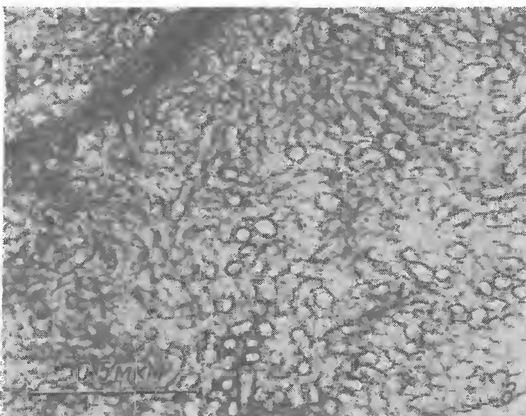




Таблица II. Кранц-анатомия атриплексоидного типа с обратным вариантом дифференциации пластид, *Atriplex sibirica*.

*а* — поперечный срез листа, *б* — агранальная тилакоидная система пластид хлоренхимы, *в* — гранальная тилакоидная система пластид обкладки, *г* — митохондрии хлоренхимы с нерегулярными кристами, *д* — митохондрии обкладки с регулярными трубчатыми кристами.

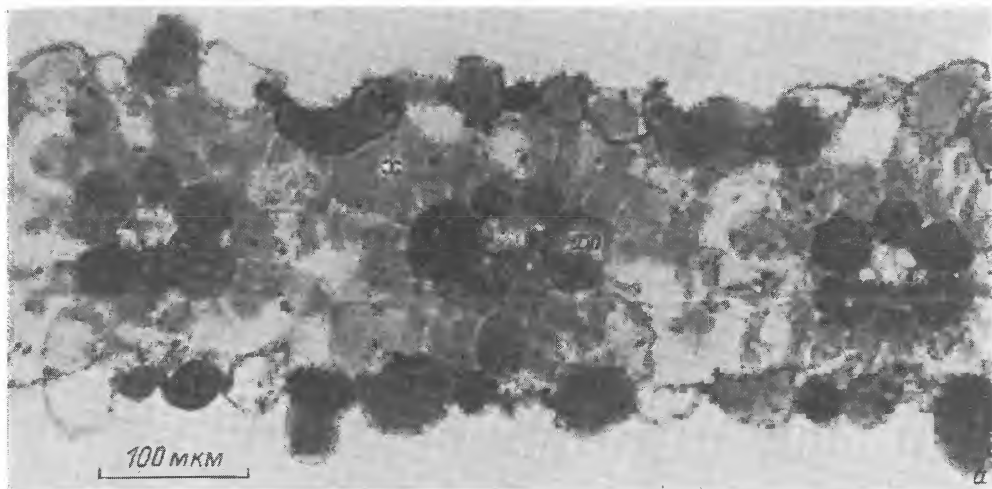


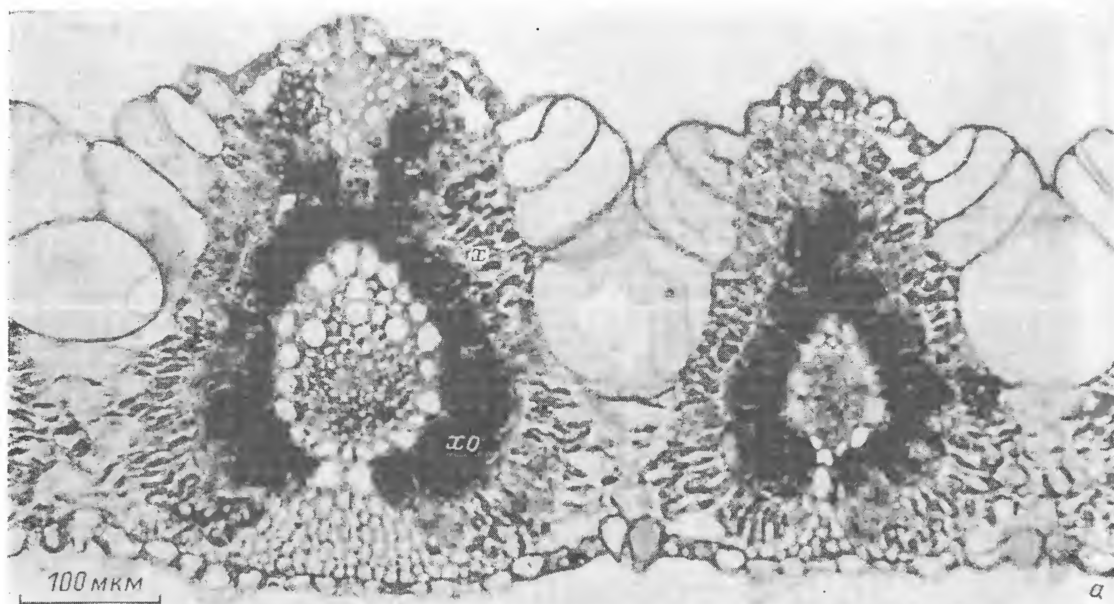






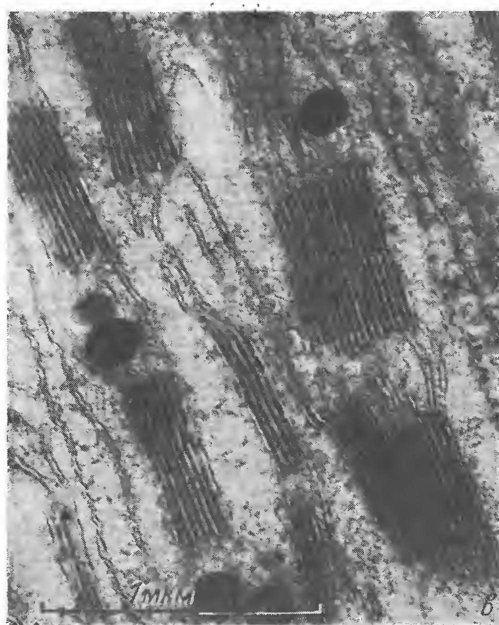

Таблица III. Кранц-анатомия паникоидного типа с обычным вариантом дифференциации пластид, *Echinochloa crus-galli*.

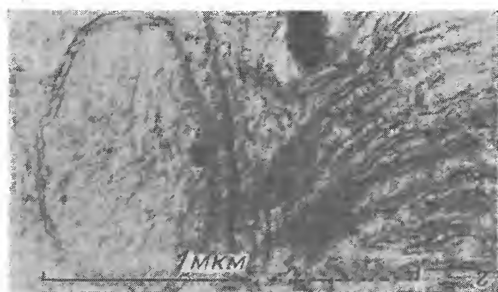
*а* — поперечный срез листа, *б* — гранальная тилакоидная система пластид хлоренхимы, *в* — агранальная тилакоидная система пластид обкладки.









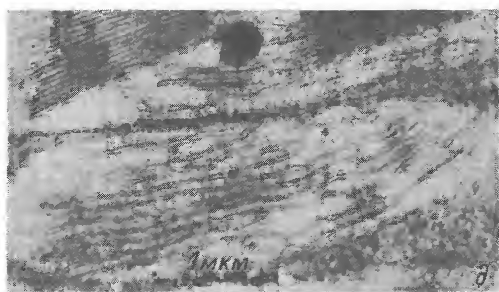
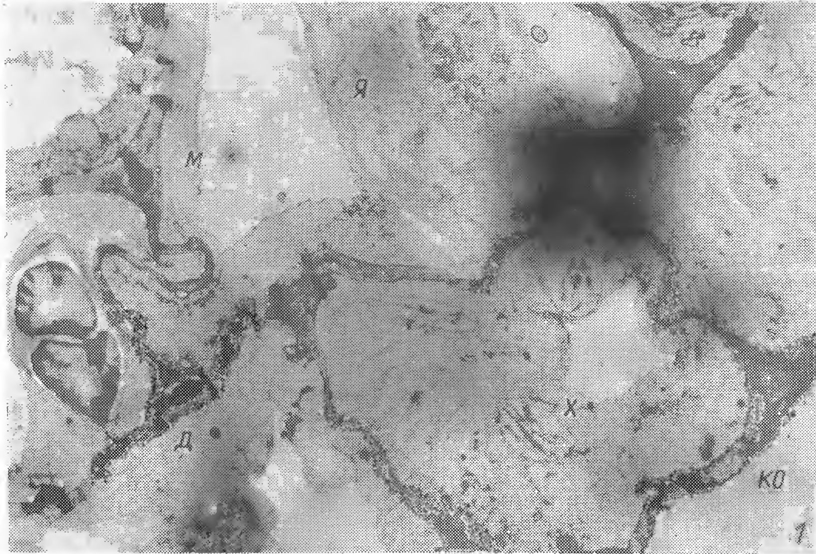




Таблица IV. Кранц-анатомия хлоридоидного типа с обратным вариантом дифференциации пластид, *Cleistogenes songorica*.

*а—г* — то же, что в табл. II; *д* — митохондрии обкладки с регулярными пластинчатыми кристами.



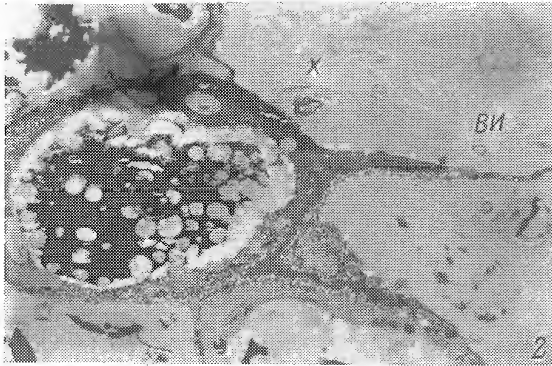
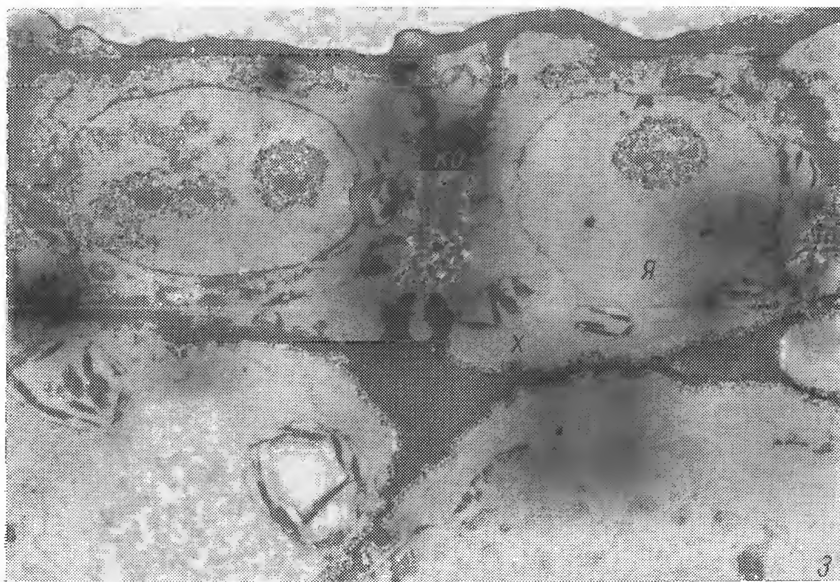
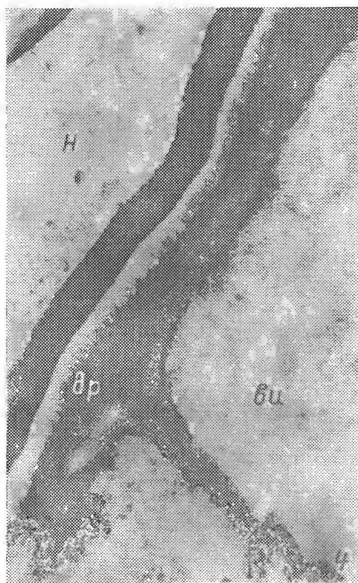




Таблица.

1 — наружный интегумент, ×10 000; *2* — клетки танинового слоя, ×3 000; *3* — клетки танинового слоя в халазальной части семяпочки, × 20 000; *4* — оболочки клеток танинового слоя и нуцеллуса, ×20 000; *5* — фрагмент клетки нуцеллуса, ×6 000. *д* — диктиосома, *м* — митохондрия, *я* — ядро, *х* — хлоропласт, *ко* — клеточная оболочка, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *др* — дендриты, *в* — вакуоль.



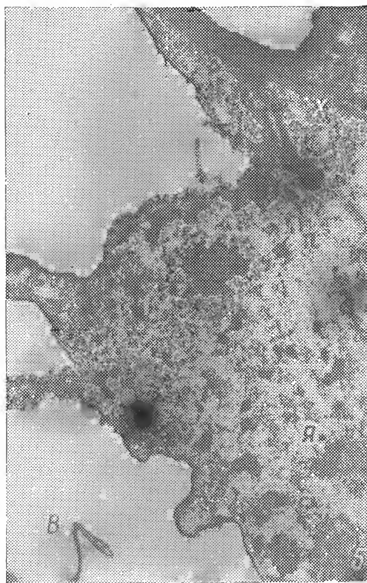




Таблица (*продолжение*).

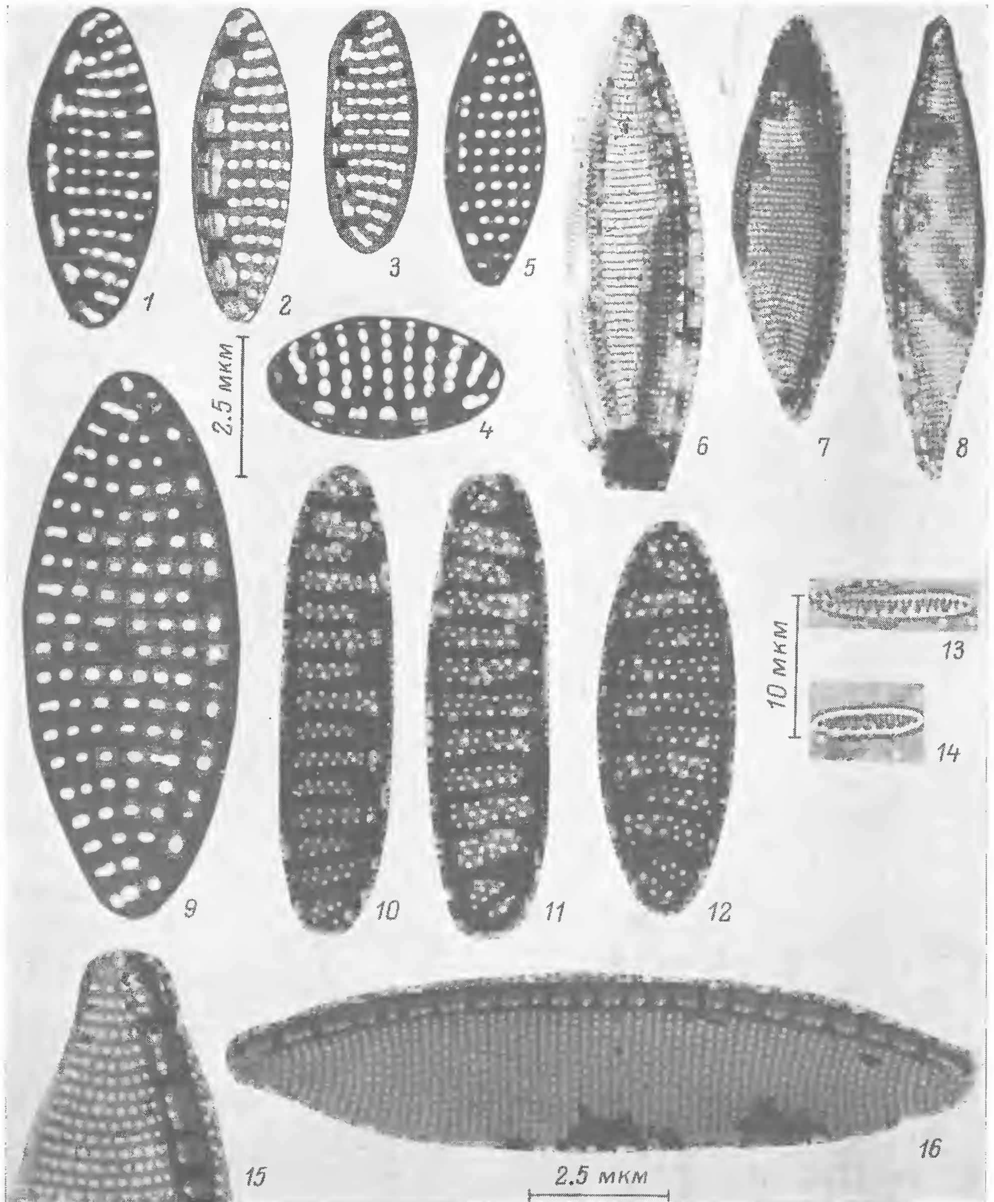



Таблица.

*1—5* — створки видов *Nitzschia inconspicua*, ×2200; *6—8* — *N. carinaacuta*, ×2200; *9* — створка *N. amphibia*, ×1000; *10—14* — *N. valdestriata* (*10—12* — ×2200; *13, 14* — ×700); *15, 16* — створка и конец створки *N. pusilla*, ×2200 и 3400.

## CONTENTS

1 р. 90 к.

Индекс
70056

## СОДЕРЖАНИЕ